ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG,

PUBLIÉES PAR

M. LE Dr. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

VOLUME XIV.
1e PARTIE.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
ci-devant
E. J. BRILL
LEIDE — 1896.

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

VOLUME XIV.

QK1
.B389
V.14

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG,

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

VOLUME XIV.

Mo. Bot. Garden.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
ci-devant
E. J. BRILL
LEIDE — 1897.

Imprimerie ci-devant E. J. BRILL. — Leide.

TABLE DES MATIÈRES.

Pag.

WENT (F. A. F. C), Der Dimorphismus der Zweige von Castilloa elastica 1

Figurenerklärung. Taf. I—III. 17

HALLIER (H.), Ueber Paphiopedilum Amabile und die Hochgebirgsflora des Berges K'lamm in West-Borneo, nebst einer Uebersicht über die Gattung Paphiopedilum. 18

Erklärung der Tafel IV 52

JANSE (J. M.), Les Endophytes radicaux de quelques plantes Javanaises 53

JANSE (J. M.), Quelques mots sur le développement d'une petite truffe 202

Explication des Planches V—XIV. 206

FIGDOR (W.), Ueber Cotylanthera bl.. Ein Beitrag zur Kenntnis tropischer saprophyten 213

Erklärung der Tafeln XVI und XVII 240

HALLIER (HANS), Uber Leea amabilis und ihre Wasserkelche . 241

HALLIER (HANS), Die Indonesischen Clematideen des Herbariums zu Buitenzorg 248

Erklärung der Tafeln XVIII—XX 276

WIESNER (J.), Untersuchungen über die mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze 277

KOORDERS (S. H.), Ueber die Blüthenknospen hydathoden einiger tropischen Pflanzen 355

Erklärung der Tafeln XXI—XXVII 470

Ae B92

DER DIMORPHISMUS DER ZWEIGE VON CASTILLOA ELASTICA

VON

F. A. F. C. WENT.

Mit Tafel I—III.

Während eines Aufenthaltes in Buitenzorg im Jahre 1890 wurden von mir einige Beobachtungen an Castilloa elastica gemacht, einem Baume der in grosser Anzahl im Kulturgarten zu Tjikeumeuh gezogen wird. Diese Beobachtungen wurden später fortgesetzt, wozu mir aber nur wenige Mussestunden zu Dienste standen; es wurde dafür eine kleine Kultur des Baumes hier in Kagok angelegt.

Castilloa elastica ist ein Baum aus Central-Amerika, dessen Kultur in verschiedenen Tropengegenden wegen seines kautschukliefernden Milchsafts versucht wird. Wenn zwar noch nicht viel, wird er doch auch auf Java schon angepflanzt; vom Forstwesen ist z. B. hier in der Nähe — bei Margasari — eine kleine, gut gelungene Kultur von Castilloa angelegt.

Castilloa elastica ist verschiedene Male beschrieben worden, aber, wie es scheint, nur nach Herbariummaterial. Daher kommt es wohl, dass der eigenthümliche Dimorphismus der Zweige nirgends erwähnt wird (z. B. nicht in Engler und Prantl, „Natürliche Pflanzenfamilien", wo auch die von Baillon übernommene Figur nicht ganz richtig ist), ausser von Hooker [1]).

---

1) I. D. Hooker. On the Castilloa elastica of Cervantes and some allied Rubberyielding Plants. Transactions of the Linnean Society, 2nd Ser., Bot., Vol. II, Part 9, 1886, p. 212.

Mo. Bot. Garden,
1897.

Dieser citirt eine briefliche Mittheilung von Cross vom 26 April 1877, welcher Folgendes schrieb: „In the forests the young Castilloa plants push up rank stems rapidly to a great height, which, during the progress of growth, throw out at variable distances a number of leafy shoots. These, on becoming mature, begin to wither, and finally separate from the surface of the trunk by an articulated or jointed process. I did not consider them true branches, just because the wood was not properly formed, the buds were imperfectly developed, and I found they were not easily propagated. It may be different with shoots developed by compressed potculture. But when the tree begins to flower, true branches are formed, which do not drop off. At times the trunk, after running up to a certain height, divides into two or three stems, each furnished with numerous short, stiff, upright branches, which are permanent and ripen fruit abundantly. Probably, however, the description of shoots alluded to are produced at times, during the entire period of the growth of the tree. A similar phase of growth appears to take place with other species of forest trees in the hotter parts of America".

Wir werden bald sehen, dass in dieser Mittheilung Wahrheit und Dichtung gemischt sind; dieselbe ist übrigens noch einmal kurz citirt von Lynch, der zugleich die auch von ihm wahrgenommenen Thatsachen durch eine Abbildung illustriert und kurz beschreibt [1]).

Castilloa elastica unterscheidet sich durch den Besitz von zweierlei Art von Zweigen; die einen werden nach einiger Zeit abgeworfen, die anderen sind bleibend. Aber nicht nur diese Verschiedenheit besteht: auch die Blattstellung ist verschieden, nämlich bei den erstgenannten Zweigen alternirend zweireihig, bei den letztgenannten die Stellung $^2/_5$.

Der Hauptstamm besitzt also natürlich die Blattstellung $^2/_5$. Derselbe bildet während einiger Jahre nur Zweige, welche

---

1) Lynch. On the disarticulation of branches. Journal of the Linnean Society, 2nd Ser., Bot., Vol. XVI, 1878, p. 180—182. Pl. III, Fig. 1—6.

später abgeworfen werden. Diese Zweige stehen in den Achseln der Blätter, und der Baum macht in diesem Stadium also den Eindruck der Fig. 1 auf Taf. I. Dort ist ein dreijähriger Baum abgebildet, der eine Höhe von ungefähr 5 M. erreicht hatte. Die Blätter, in deren Achseln die Seitensprosse standen, sind schon alle abgeworfen; nur in der Nähe der wachsenden Spitze des Baumes findet man sie noch (sie sind aber in der Figur nicht sichtbar, man vergleiche auch Taf. II, Fig. 3). Die Zweige machen zuerst, nach oben gerichtet, einen Winkel von etwa 45° mit dem Hauptstamm. Während sich diese Zweige weiter entwickeln, fängt ihre Spitze an, sich durch das Gewicht der Blätter mehr und mehr zu senken; dadurch hängt der Zweig bald fast horizontal, senkt sich dann weiter, sodass die untersten Zweige in einem Bogen nach unten überhangen. Dem Letzteren wird nun noch dadurch in die Hand gearbeitet, dass die Zweige auch anfangen ihre Blätter zu verlieren, an der Basis zuerst; dabei hängt die Spitze dann noch mehr herunter; während dieser letzten Periode wachsen die Zweige an ihrer Spitze fast auch nicht mehr, entfalten kaum noch neue Blätter und werden bald abgeworfen. Die Stellen, wo früher Zweige befestigt waren, sind im untern Theile der Fig. 1, Taf. I, zu sehen.

Die Zweige stehen zwar in den Achseln der Blätter, ihre Richtung ändert sich aber etwas, sodass sie meist nach 10 Richtungen des Raumes orientirt sind, während die Blätter nur nach 5 Seiten hin sich richten.

Betrachtet man die Zweige etwas genauer, dann ergibt sich, dass die alternirenden Blätter in ihren Achseln keine Spur von Knospen tragen; allein nachher, wenn der Baum mindestens 4 oder 5 Jahre alt ist, werden in *diesen* Blattachseln die Inflorescenzen gebildet, in der Art und Weise wie Hooker (l. c.) das beschrieben; gewöhnliche vegetative Knospen werden aber an diesen abfallenden Zweigen nie gebildet.

Untersuchen wir jetzt die Stelle, wo der Zweig mit dem Hauptstamm verbunden war, dann sehen wir neben dem Zweige eine Knospe und unter diesen Beiden eine um den Stamm herumlaufende Narbe. Wenn wir die Spitze eines Stammes näher

betrachten, wird die Sache klar. In Fig. 2 auf Taf II ist die Spitze abgebildet, nachdem die Blattspreiten abgeschnitten waren. Wir sehen hier, dass die Knospenschuppen, sowohl an dem abfallenden Zweige als an dem Hauptstamm eine vollkommen geschlossene Hülle bilden; die Knospenschuppen sind in diesem Falle nichts Anderes als die verwachsenen Stipulae der Blätter. Wenn diese Stipulae abgefallen sind, bleibt eine Narbe übrig; über derselben ist der Seitenspross inserirt und daneben findet man eine Knospe. Diese Knospe, das mag hier gleich gesagt werden, gibt, wenn sie treibt, einen bleibenden Zweig mit der Blattstellung $^2/_5$, also wie der Hauptstamm. Diese Knospen stehen also eigentlich ausserhalb der Blattachseln; man findet sie aber stets regelmässig an derselben Seite der Zweige, nämlich, wenn man der Blattspirale von unten hinauf folgt, stets an der Vorderseite der Zweige. Das kann also rechts oder links von der Insertionsstelle des abfallenden Zweiges sein [1]), je nach der Richtung, in welcher die Blattstellungsspirale verläuft, aber an demselben Individuum entweder nur rechts oder nur links. In der Figur 2 ist ausserdem noch zu sehen, dass das erste Internodium des abfallenden Zweiges nicht mit einem Blatt abschliesst, sondern dass der Knoten nur eine Knospenhülle trägt, welche bald abgeworfen wird. Erst nach dem zweiten Internodium folgt das erste Blatt.

Wenn man, um die jüngsten Zustände von Castilloa zu untersuchen, die Samen aussäet, beobachtet man nach der Keimung zuerst zwei Cotylen etwas über dem Boden. Das folgende Internodium wird durch ein Paar Blätter abgeschlossen, welche mit den Cotylen decussirt stehen, die weiteren Blätter stehen alle in der Stellung $^2/_5$. Aber diese ersten Blätter (sowohl Cotylen, als erstes Blattpaar und die spiralig angeordneten Blätter) enthalten in ihren Achseln nur je eine Knospe, keine abfallenden Zweige; erst 10 bis 12 Internodien weiter bilden sich diese Seitensprosse. Fig. 3, Taf. II, zeigt die Uebergangsstelle; an den unteren 3 Internodien sind die Blätter schon abgeworfen,

---

1) Lynch. l. c., p. 182.

darauf folgen zwei Internodien mit je einer einzelnen Knospe in ihren Achseln; weiter nach oben sieht man den normalen Zustand von Castilloa. Vermuthlich werden diese Jugendzustände in der Phylogenie der Castilloa-Arten ihre Erklärung finden.

Wenn man bei einer jungen Pflanze, welche noch keine Seitensprosse gebildet hat, die Endknospe abschneidet, laufen die Achselknospen aus und bilden Zweige, welche vollkommen dem Hauptstamm ähnlich sind und auch nicht abgeworfen werden. In diesem Jugendzustand verhält sich Castilloa elastica also ganz wie andere Pflanzen.

Wenn man bei älteren Pflanzen die Endknospen abschneidet, laufen die Knospen meist neben den Achseln der zwei oder drei höchsten Blätter aus. Auch hier entstehen alsdann Zweige, welche dem Hauptstamm vollkommen ähnlich sind und nicht abgeworfen werden. Diese Knospen sind also identisch mit denen junger Pflänzchen.

Man braucht aber nicht eben die Endknospe des Hauptstammes abzuschneiden, um diese Knospen auslaufen zu lassen; man kann auch die Seitenzweige in den Achseln der Blätter abschneiden, dann laufen die daneben sitzenden Knospen ebenfalls aus; nur geschieht dies ausschliesslich bei den jüngsten Seitensprossen. Es scheint, als wenn der Nahrungsstrom, nachdem der Seitenzweig abgeschnitten ist, sich zu den nächstliegenden jungen Zellen begebe und diese dadurch zur Theilung und zum Wachsthum reizt. Endlich findet das Auslaufen der bleibenden Aeste auch in der Natur statt, ohne dass die Ursache davon in irgend einer Beschädigung der Endknospe oder der abfallenden Zweige gesucht werden kann. Jeder Baum nämlich, der etwa 4 oder 5 Jahre alt ist, bildet in der Nähe der Spitze einige bleibende Zweige, also in einer Höhe von etwa 5 oder mehr Metern vom Boden entfernt; man sieht dann also zwei Zweige nebeneinander aus der Blattachsel entspringen. Diese bleibenden Aeste wiederholen in jeder Hinsicht die Eigenschaften des Hauptstammes.

Auf diese Art kommt also die dauernde Verästelung und Kronenbildung von Castilloa elastica zu Stande. Fig. 1, Taf. I, wurde kurz vor dieser Periode gezeichnet; 3 oder 4 Monate später fing die bleibende Astbildung an.

Die Blätter des Hauptstammes und der bleibenden Sprosse sind denen der abfallenden Zweige unähnlich, wie ein Blick auf die Fig. 4 und 5 Taf. II zeigen wird. In Fig. 4 ist ein Blatt des Hauptstammes in halber nat. Grösse gezeichnet, in Fig. 5 ein Blatt eines abfallenden Zweiges in $^1/_4$ nat. Gr. Nicht nur ist das Blatt von Fig. 5 viel grösser als dasjenige von Fig. 4, es hat auch eine mehr lang gedehnte Form, ist an seinem Fuss weniger stark herzförmig und ist sehr kurz gestielt (der Blattstiel ist in der Figur nicht sichtbar), während das Blatt des bleibenden Sprosses ziemlich lang gestielt ist, was auch aus Fig. 3 hervorgeht. Die Nervatur ist nicht sehr verschieden, wenn man die verschiedene Gestalt der beiden Blätter in Betracht zieht. Nur möchte ich bemerken, da die Anzahl der Seitennerven ersten Ranges von Hooker als Artmerkmal benutzt wird, dass diese Anzahl auf die Blätter der abfallenden Zweige Bezug hat; die Blätter der bleibenden Sprosse scheinen bis jetzt übersehen zu sein. Uebrigens sind die Blätter in jeder Hinsicht gleich, z. B. was Behaarung und auch die anatomische Struktur betrifft, mit alleiniger Ausnahme der Epidermis. Die obere Epidermis ist abgebildet in Fig. 9 und 10, Taf. II, die untere in Fig. 11 und 12, Taf. II, und zwar beziehen sich Fig. 9 und 11 auf die Blätter der bleibenden Sprosse, Fig. 10 und 12 auf diejenigen der abfallenden Zweige. Wie man sieht, sind bei ersteren die Epidermiszellen durch in geraden Linien verlaufende Zellhäute verbunden, während diese bei den Blättern der abfallenden Zweige wellig gebogen sind. Es ist dies bekanntlich der gewöhnliche Unterschied zwischen kräftigen und schwächlichen Blättern, wobei dann in diesem Fall die Blätter der abfallenden Zweige die kräftigeren sind.

Vergleichen wir jetzt die abfallenden Zweige selbst mit dem Hauptstamm oder den bleibenden Aesten, dann ergibt sich auch hier im Anfang eine grosse Uebereinstimmung. Der einzige Unterschied ist ersichtlich aus Fig. 13 und 14, Taf. II, wo Querschnitte der Rinde von einem abfallenden (Fig. 13) und einem bleibenden (Fig. 14) Sprosse dargestellt sind. Man sieht, dass bei dem letzteren die Epidermis etwas mehr verdickte Zellhäute

besitzt, während das Collenchym stärker entwickelt ist; es hat kleinere Zelllumina und seine Zellhäute sind mehr verdickt. Dabei besteht das Rindencollenchym der bleibenden Sprosse aus etwa 10 Zellreihen, dasjenige der abfallenden Zweige dagegen nur aus ungefähr 5 Zellreihen.

Das Mark bei beiden Arten von Sprossen verschwindet oft, sodass sie hohl werden. Aber bei den abfallenden Zweigen, welche sich nur wenig verdicken, bleibt diese Höhlung bestehen; bei den bleibenden Aesten (also auch bei dem Hauptstamm), welche sehr bald ein energisches secundäres Dickenwachsthum zeigen, wird diese Höhlung später fast ganz vom Holze eingenommen, sodass sie oft kaum mehr wiederzufinden ist. Wie gesagt, wachsen die abfallenden Zweige wenig in die Dicke; wenn sie aus den Knospen hervortreten, haben sie einen Durchmesser von etwa 3,5 mM. (bei kräftigen Bäumen, nicht bei jungen Pflänzchen); ihr Diameter erreicht jetzt in kurzer Zeit etwa 7 mM., worauf ihre Dicke weiter stationär bleibt.

Wie schon oben mitgetheilt wurde, verlieren die abfallenden Zweige nach einiger Zeit ihre untersten Blätter, wachsen aber an ihrer Spitze noch weiter (wobei sie sich geotropisch krümmen); mehr und mehr Blätter werden abgeworfen und endlich hört auch das Spitzenwachsthum auf; man findet dann noch etwa 6 oder 8 Blätter zu beiden Seiten des Zweiges, welcher jetzt bald abgeworfen wird. Das Abwerfen ist eine directe Folge des Verlierens der Blätter; wenn man diese und auch die Endknospe bei jungen Zweigen entfernt, so werden diese bald abgeworfen. Der Verlust der Blätter aber wird, wie es scheint, hauptsächlich durch Wassermangel bedingt; die oberen Zweige ziehen durch die kräftige Verdunstung ihrer Blätter so viel Wasser zu sich, dass die unteren nicht viel bekommen können und daher ihre Blätter verlieren. Beim Westmonsun, in der Regenzeit, sind denn auch die unteren Zweige viel mehr beblättert und bleiben, im Zusammenhang damit, viel länger mit dem Baume verbunden als beim Ostmonsun. Wenn Zeiten grosser, lange anhaltender Trockenheit eintreten, können die Bäume selbst ihre meisten Zweige verlieren und fast ganz kahl stehn

mit höchstens 6 bis 8 noch vorhandenen abfallenden Zweigen. Wenn wir auch erst nachher die Struktur der Knospen behandeln, so mag doch schon hier bemerkt werden, dass die Endknospe von einem eben abgefallenen Zweige in keiner Hinsicht von derjenigen eines eben erst gebildeten Zweiges abweicht, dass also diese Endknospe, wenn sie nur genügend Wasser zu ihrer Disposition hätte, weiter wachsen würde und dass in ihr jedenfalls nicht die Ursache des Abwerfens zu suchen ist.

Das Abwerfen der Zweige geschieht in der Art, wie es von Höhnel beschrieben hat [1]), wenigstens soweit ich mich seiner Abhandlungen erinnere, da mir dieselben hier nicht zu Gebote stehen. Die Höhnel'sche Schicht ist schon mit unbewaffnetem Auge zu sehen, wie ein Blick auf Fig. 7, Taf. II, zeigt. Der Pfeil deutet die Richtung des Hauptstammes an; der abfallende Zweig ist in der Figur nach oben gerichtet. Die Basis des Zweiges ist etwas verbreitert, wobei sowohl Holz als auch Rinde verdickt sind. Die Höhnel'sche Schicht ist etwa 0,2 bis 0,3 mM. dick;- die Holzelemente sind parenchymatisch entwickelt und nicht verholzt. In Rinde und Cambium sieht man deutlich, dass verschiedene Zellschichten übereinander liegen; im Mark findet man ein kleinzelliges Gewebe, gewöhnlich zwei Reihen in die Länge gedehnter Zellen, abwechselnd mit einer Schicht isodiametrischer Zellen, was sich wiederholt, sodass ungefähr 7 oder 8 Zellschichten übereinander liegen. Die Holzgefässe und Milchsaftzellen sind stark verbogen; dabei zeigen die grossen Holzgefässe in der Trennungsschicht eine Eigenthümlichkeit, welche in Fig. 8, Taf. II, abgebildet ist. Es ist hier nämlich das Gefäss an der Stelle der Höhnel'schen Schicht in etwa 6 Zellen getheilt und also an zahlreichen Stellen durch Querwände abgeschlossen; wahrscheinlich ist die Bedeutung dieser Einrichtung, dass hierdurch beim späteren Abwerfen des Zweiges das Gefäss einen Abschluss gegen die Aussenluft besitzt.

---

1) Fr. von Höhnel. Ueber den Ablösungsvorgang der Zweige einiger Holzgewächse. Mitth. des forstl. Versuchswesens f. Oesterreich. H. III.

Fr. von Höhnel. Weitere Untersuchungen über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen. 1879.

In dieser Höhnel'schen Schicht bildet sich nun später in gewöhnlicher Art die Mohl'sche Trennungsschicht, an deren Stelle der Zweig abgeworfen wird. Die Narbe wird durch eine Korkschicht abgeschlossen. Der Zweig ist aber jetzt in einer Höhlung des Stammes befestigt; da er, wie schon oben mitgetheilt wurde, kein Dickenwachsthum mehr zeigt und der Hauptstamm sich regelmässig verdickt, dies aber dort nicht thun kann, wo der Seitenzweig angeheftet ist, so wird dieser mehr und mehr mit seiner Basis in den Stamm eingesenkt. Wird der Zweig jetzt abgeworfen, so bleibt eine Höhlung im Stamme übrig; diese Höhlung wird nachher noch etwas grösser, da der Stamm an der Stelle, wo der Zweig abgeworfen ist, noch nicht augenblicklich in die Dicke wachsen kann, weil sich noch kein neues Cambium dort gebildet hat.

Man kann sich also denken, wie eigenthümlich ein Baum von Castilloa elastica aussieht an der Stelle, wo eben die Zweige abgeworfen wurden. Aber die Höhlungen sind nicht das einzige Fremdartige; der Stamm zeigt an zahlreichen Stellen Verdickungen und Einschnürungen, welche die Gestalt sehr unregelmässig machen. Ein Blick auf Fig. 6, Taf. II, wo ein Theil eines solchen Stammes abgebildet ist, wird das illustriren. Die horizontalen Linien sind die Narben der Stipulae; die grossen Löcher die Stellen, wo die abfallenden Zweige befestigt gewesen sind; der unregelmässige Abriss des Baumes ist deutlich zu unterscheiden. Diese Unregelmässigkeiten kommen zu Stande, da erstens das Dickenwachsthum des Baumes stärker ist in der Nähe der Löcher, wo die abgefallenen Zweige angeheftet waren, wohl indem hier der Druck auf das Cambium vermindert ist, und zweitens weil die Zweige, bevor sie abgeworfen wurden, stark nach unten gebogen waren durch die Schwere ihrer Spitze (siehe Fig. 1 Taf. I); dadurch übten sie einen Druck aus auf das darunter gelegene Gewebe des Hauptstengels, welches infolgedessen weniger stark in die Dicke gewachsen ist. Wenn man aber diese Zweige aufbindet, sodass sie nicht herunterhangen können, so entsteht die spätere Einsenkung unter der Narbe dieses Zweiges fast gar nicht.

Beim weiteren Dickenwachsthum des Stammes werden die Löcher überwuchert, alle Unregelmässigkeiten verschwinden und der Baum bekommt eine normale regelmässige Gestalt. Das Ueberwuchern geschieht *über* die Narbe, sodass diese später in die Mitte des Holzkörpers zu liegen kommt und selbst noch einige Jahre, nachdem der Zweig abgeworfen ist, im Innern des Stammes gefunden werden kann.

Die bleibenden Sprosse des Baumes lassen sich leicht zu Stecklingen zuschneiden und treiben dann bald; die abfallenden Zweige thun das nicht. Dabei ist es nicht nur mir nicht gelungen, Stecklinge von abfallenden Zweigen zu bekommen, auch im Kulturgarten zu Tjikeumeuh schlug der Versuch fehl. Während der ersten Jahre der Kultur hat man dort versucht Stecklinge zu erlangen, aber ohne Erfolg, bis endlich die bleibenden Zweige erschienen, und da ging es ohne Mühe; allerdings war es jetzt nicht mehr nöthig, da die Bäume um diese Zeit auch anfingen zu blühen und Früchte zu tragen. Dass die abfallenden Zweige keine Stecklinge liefern, ist übrigens ziemlich natürlich, wenn man bedenkt, dass sie keine Achselknospen besitzen. Wurzeln bilden die abfallenden Zweige wohl, wenn man versucht, Ableger von ihnen zu bekommen, freilich aber langsamer als die bleibenden Aeste. Das hier Mitgetheilte wird auch wohl die Ursache sein, dass über die Fähigkeit von Castilloa elastica, sich durch Stecklinge vermehren zu lassen so verschieden geurtheilt wird. So z. B. schreibt Thiselton Dyer [1]):

„Dr. Thwaites, however, met with great difficulty — contrary to the Kew experience — in propagating the tree by cuttings (Kew Report, 1878, p. 14). In 1880 Dr. Trimen, who had succeeded Dr. Thwaites as Director of the Royal Botanic Gardens, Peradeniya, reported: Much better success now attends the propagation by cuttings of this fine species."

Es wäre von Interesse, wenn es einmal gelingen würde, einen bleibenden Zweig auf einen abfallenden pfropfen, um zu wissen, wie sich dieser dann verhält, ob er mit dem Baum auf

---

1) Hooker, l. c., p. 213.

längere Zeit verbunden bleibt und vielleicht weiteres secundäres Dickenwachsthum zeigt, oder ob er doch noch abgeworfen wird.

Bekanntlich gibt es eine grosse Anzahl Pflanzen, deren senkrecht aufwärts wachsenden Aeste eine andere Blattstellung haben, als die mehr oder minder horizontalen Zweige dieser verticalen Aeste, wobei diese Zweige dann immer zweizeilige Blattstellung haben. Hormeister hat diese Fälle ausführlich besprochen [1]), z. B. bei Castanea vesca, Corylus avellana, Alnus glutinosa u. s. w. Die Blattstellung steht dort aber noch unter dem Einfluss von äusseren Umständen, und das ist bei Castilloa elastica nicht mehr der Fall; mag dieser Baum immerhin auch von Arten abstammen, welche sich ähnlich wie Castanea vesca verhielten, jetzt ist der Unterschied der Sprosse vollkommen fixirt; es ist ein strenger Dimorphismus der Zweige eingetreten, der — wie bald gezeigt werden wird — schon am Vegetationspunkt sich einstellt und der nicht mehr durch äussere Umstände beeinflusst werden kann [2]).

Fragt man nach der biologischen Bedeutung dieses eigenthümlichen Dimorphismus der Sprosse von Castilloa elastica, so ist das Ganze in der Hauptsache wahrscheinlich nur ein Mittel, um leicht eine Krone bilden zu können; der Baum wird dann in den Wäldern seiner Heimath rasch in die Höhe wachsen und seine ihm nicht mehr dienlichen Zweige leicht abwerfen können (wobei indessen zugegeben werden muss, dass die Einrichtung zum Abwerfen der Zweige sehr unvollkommen ist), bis er eine Höhe erreicht hat, wo er das volle Sonnenlicht geniessen kann; in der That wächst Castilloa während der ersten Jahre der Entwickelung am liebsten im Schatten, was hier in der Anpflanzung zu Kagok sehr deutlich zu sehen war. Der Baum verhält sich also in biologischer Hinsicht ähnlich wie Schizolobium excelsum, dessen Eigenart kurz von Haberlandt [3]) beschrieben ist, nur dass hier an Stelle der abfallenden

---

1) W. Hofmeister. Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868, p. 608, ff.
2) Die entgegengesetzte Angabe von Lynch (l. c., p. 182) ist unrichtig.
3) G. Haberlandt. Eine botanische Tropenreise, 1893, p. 91. 93.

Zweige grosse zusammengesetzte Fiederblätter gefunden werden.

Zuletzt fragt sich noch, wie die Verhältnisse am Vegetationspunkt sind, wie und wo die abfallenden Sprosse sich dort bilden. Querschnitte durch den Vegetationspunkt lassen sich leicht herstellen. Fig. 16, Taf. III, ist die Abbildung eines solchen Querschnittes der Knospe eines abfallenden Sprosses; bl_1 — bl_4 sind die Blätter, st_1 — st_5 die Stipulae, welche zur Knospenhülle werden; am Vegetationspunkt sind aber die beiden Stipulae sehr gut getrennt zu beobachten. Die Figur bietet übrigens nichts Merkwürdiges; bei × ist die Stelle angegeben, wo sich der Hauptspross, aus dem der Zweig hervorgegangen, befand. Fig. 15, Taf. III, stellt einen Querschnitt durch die Knospe eines bleibenden Sprosses dar; wie man sieht, ist hier die Sache mehr verwickelt. Die Blätter bl_1 — bl_3 sind hier mit ihrer Oberseite nach der Achse hin gerichtet (während bei den abfallenden Sprossen die Oberseite der Blätter nach der Achse des Stammes gerichtet ist, woraus der Spross hervorging). Die Knospenhüllen st_1, st_2, st_3 gehen wieder aus je zwei Stipulae hervor, was am Vegetationspunkt bei st_1 deutlich zu sehen ist. Ausserdem treten hier noch die Seitensprosse a_2 und a_3 hinzu, deren Stellung klar aus der Figur hervorgeht; a_2 besteht aus Vegetationspunkt mit daraus hervorgehender Stipula; der ganze Vegetationspunkt von a_2 hat sich dabei während der Präparation umgedreht, sodass man ihn von der Seite statt von oben zu sehen bekommt. Jedenfalls zeigt sich in dieser Figur schon, dass die abfallenden Zweige sehr nahe beim Vegetationspunkt der Hauptachse entstehen. Die Blattstellung $^2/_5$ in Fig. 15 und die zweireihig alternirende in Fig. 16 ist in den Figuren deutlich sichtbar.

Machen wir jetzt Längsschnitte durch die Knospen, dann ist die Sache bei den abfallenden Sprossen sehr einfach. Man kann dieselben leicht so orientiren, dass der Schnitt genau durch die Mediane der Blätter oder senkrecht darauf gerichtet ist; Ersteres ist der Fall in Fig. 17, Taf. III, Letzteres in Fig. 18, Taf. III. In Fig. 17*a* sieht man daher Blätter (bl_1 — bl_4) und Stipulae (st_1 — st_5) beide. Fig. 17*b* ist eine vergrösserte Darstellung des Vegetationspunktes von Fig. 17*a*; man sieht, dass das Blatt nahe beim

Scheitel des Vegetationspunktes hervortritt. Der Vegetationspunkt selbst ist kegelförmig, was wohl mit dem schnellen Wachsthume des Sprosses im Zusammenhang steht. Fig. 18, Taf. III, ist ein Schnitt senkrecht auf die Richtung von Fig. 17 geführt, wo am Scheitel des Vegetationspunktes eben zwei junge Stipulae angelegt sind. Das Alles unterscheidet sich nicht von dem, was von anderen Vegetationspunkten bekannt ist, mit der einzigen Ausnahme, dass hier keine Achselknospen vorkommen. Man findet davon keine Spur, auch wenn man ganze Serien von mit dem Mikrotom angefertigten Schnitten durchsucht.

Viel schwieriger ist es, wenn man Längsschnitte von Endknospen der bleibenden Zweige oder des Hauptstammes machen will. Da dieselben die Blattstellung $^2/_5$ haben, so kann man unmöglich voraus bestimmen, in welcher Richtung man schneiden muss, um den jüngsten Seitenspross mit dem Vegetationspunkt der Mutterachse in die Schnittebene zu bekommen. Man muss eben auf gut Glück Serien von Mikrotomschnitten anlegen und durch das genaue Studium dieser Schnitte sich die Knospe in Gedanken wieder aufbauen. Ich habe etwa 20 solcher Serien gemacht und kann danach zeigen, wie sich die Sache verhält, was ich auch weiter noch durch die Figuren illustriren werde. Der Vegetationspunkt der bleibenden Sprosse ist ziemlich flach, nur mässig gewölbt, dafür aber auch mehr in die Breite entwickelt. Zur Bildung eines abfallenden Seitensprosses findet eine Art Dichotomie statt; der Vegetationspunkt theilt sich in zwei ungleiche Theile, wovon der grössere der Mutterachse angehört. Darauf entstehen an dieser Stipulae und Blatt des folgenden Internodiums; wobei der Vegetationspunkt des Seitensprosses wächst, bis er eine kegelförmige Gestalt erreicht hat; dann fängt auch er an, das erste Paar Stipulae zu bilden. Bald beginnt ein schnelles Längenwachsthum des Seitensprosses, sodass dieser in Kurzem den Muttersprоss überholt; letzterer bleibt aber immer mehr in die Breite entwickelt. Dasselbe Verhältniss bleibt übrigens später bestehen, denn wenn der Seitenspross aus der Knospe hervorbricht, ist er immer länger als der Muttersprоss (siehe auch Fig. 2 und 3, Taf. II). Betrachten

wir jetzt die Abbildungen. Fig. 19, Taf. III, zeigt einen eben getheilten Vegetationspunkt. Das Präparat war sehr dick; es war kein Mikrotomschnitt, sondern aus der Hand geschnitten, war aber — und vielleicht eben deshalb — das einzige Präparat, welches ich erhielt, bei dem die beiden Vegetationspunkte ungefähr in der Schnittfläche lagen (aber nur ungefähr, wie man aus der Begrenzung der beiden Scheitelpunkte ersehen kann); bei den anderen Präparaten, welche sich in demselben Entwickelungszustand befanden, musste man sich die Sache aus verschiedenen Schnitten zusammenstellen. Jüngere Zustände habe ich nicht gesehen, sodass ich nicht genau sagen kann, wie die Theilung des Vegetationspunktes zu Stande kommt; wenn der Zufall nicht mithilft, wird man eben vielleicht einige hundert Schnitt-Serien von Knospen machen müssen, bis man einmal die Anfänge einer Theilung genau in der Schnittfläche findet. In Fig. 19 ist bl das Blatt des Hauptstammes, st sind die Stipulae, a der Mutterspross, b der junge Seitenspross. Dasselbe finden wir in Fig. 20 Taf. III wieder doch ist ein etwas älterer Zustand dargestellt: der Seitenspross b (nicht genau median durchschnitten) ist etwas in die Länge gewachsen; am Hauptstamm a werden Blatt und Stipulae entwickelt. In Fig. 21, Taf. III, ist ein noch späterer Zustand abgebildet; a ist wieder die Mutterachse, welche schon zwei Paar Stipulae (also zwei Internodien) ausgebildet hat; b ist der Seitenspross; hier ist zuerst ein Paar Stipulae ohne Blatt gebildet (vergl. hiermit Fig. 2, Taf. II), darauf entsteht das erste Blatt bl. Dasselbe ist hier natürlich nicht median durchschnitten, denn dann könnte unmöglich in demselben Präparat auch der Mutterspross sichtbar sein, wie ein Blick auf Fig. 16, Taf. III, lehrt. An der Basis des Seitensprosses der Fig. 21, aber in einem ganz andern Schnitt (aus derselben Serie), war der Anfang einer Achselknospe zu finden, welche in Fig. 22, Taf. III, abgebildet ist. Der Pfeil gibt die Richtung der Mutterachse an; st ist die Knospenhülle, welche das ganze Gebilde der Fig. 21 umschliesst. Ein etwas älterer Zustand einer Achselknospe ist in Fig. 23 dargestellt; der Pfeil und st haben dieselbe Bedeutung wie in Fig. 22; a ist der Hauptspross, b der erste Seitenspross; man sieht also, dass der

Vegetationspunkt der Achselknospe schon sehr bald, nachdem er angelegt ist, anfängt sich zu theilen. Da die Lage dieser Knospe vielleicht schwer aus der Figur zu ersehen ist, mag noch hinzugefügt werden, dass in einem andern Schnitt aus derselben Serie, während Hauptachse und Stipula dieselbe Lage einnahmen, an der Stelle der Knospe sich der abfallende Spross befand, an dessen Basis sich die Knospe entwickelt hatte, und ferner an der linken Seite der Stipula das Blatt, in dessen Achsel der abfallende Zweig stand. Ich spreche hier fortwährend von Achselknospe, obgleich diese Knospe eigentlich ausserhalb der Blattachsel liegt; es ist aber klar, dass sie sich neben der Blattachsel hat bilden müssen, weil dort schon die abfallenden Zweige entstanden waren und dass sie da, wo noch keine solche Gebilde zu finden sind, also im Jugendzustande der Pflanze, in der wirklichen Blattachsel angetroffen wird. Wenn man Knospen einer Keimpflanze von Castilloa untersucht, so ergibt sich, wie zu erwarten war, nichts Besonderes; dort findet die Theilung des Vegetationspunktes nicht statt, und es lohnt sich auch nicht, weiter darauf einzugehen.

Bekanntlich ist die dichotomische Verzweigung des Vegetationspunktes bei Phanerogamen sehr selten, wenigstens bei der vegetativen Verzweigung. Warming [1]) gibt als einzige Beispiele Hydrocharis und Vallisneria, Koch [2]) noch andere Wasserpflanzen, wie Potamogeton crispus und Uebergänge bei Silene noctiflora und Cannabis sativa. Dagegen ist die dichotomische Verzweigung in der floralen Region nicht selten, was sich wohl dadurch erklärt, dass man mit Warming annimmt, dass es hier für die Pflanze vortheilhaft ist, so rasch wie nur möglich viele Knospen zu bilden und die Blattbildung zu unterdrücken. Vielleicht könnte das auch eine Erklärung für das Verhalten von Castilloa elastica liefern. Es ist wohl nicht mehr nöthig,

---

1) E. Warming. Forgreningsforhold hos Fanerogamerne, etc. Kongelige Danske Vidensk. Selskabs Skrifter, 5 R., Naturv. og Math. Afd., 10 B. 1, 1872, p. 76—80. Pl. VI, Fig. 1—4. 8—10.

2) L. Koch. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd 25, 1893, p. 463. 455. 457.

hier zu betonen, dass man nach der mitgetheilten Entwickelungsgeschichte hier schwerlich von accessorischen Sprossen reden kann, und das ihre Entstehung jedenfalls eine ganz andere ist, als die kürzlich von Russell [1]) beschriebene. Wenn man weiter bedenkt, dass die abfallenden Sprosse bei Castilloa später auch Blüthen tragen, dann möchte man geneigt sein, sich zu fragen, ob sie nicht vielleicht phylogenetisch aus Blüthensprossen hervorgegangen seien und einem solchen Umstande sowohl ihre eigenthümliche Entstehungsweise als auch ihr leichtes Abwerfen zugeschrieben werden müss?

---

1) W. Russel. Recherches sur les bourgeons multiples. Ann. d. Sc. nat., VII Sér., Bot., T. XV, 1892, p. 90. Mir nur aus Referaten bekannt.

Kagok-Tegal, Java. November 1895.

BERICHTIGUNGEN

zu der Abhandlung von F. A. F. C. WENT.

Taf. II. Unter **Fig. 2** gehört ein nach rechts gerichteter Pfeil.

» **III, Fig. 16.** Es muss links von der Zeichnung, ungefähr in der Mitte der Höhe, ein Kreuzchen stehen.

Fig. 17*b*. Statt *bl.* 2, lies *st.* 2.

» » » » 3, » » 3.

FIGURENERKLARUNG.

Taf. I.

Fig. 1. Baum von Castilloa elastica, etwa 3 Jahre alt, mit ausschliesslich abfallenden Zweigen.

Taf. II.

Fig. 2. Nat. Gr. Sprossspitze des Hauptstammes von C. elastica; die Blattspreiten sind abgeschnitten, sodass nur die Blattstiele sichtbar sind. In der unteren Blattachsel ein abfallender Zweig und daneben in der Figur, an der Vorderseite dieses Zweiges, eine Knospe. a Hauptstamm. b Seitenspross. c Stellen, wo die Blattspreiten abgeschnitten wurden.

Fig. 3. Junge Pflanze. In den Achseln der unteren Blätter sind nur Knospen, in denen der höheren auch abfallende Zweige zu finden.

Fig. 4. $^1/_2$. Blatt eines bleibenden Sprosses.

Fig. 5. $^1/_4$. Blatt eines abfallenden Sprosses.

Fig. 6. $^1/_4$. Stück eines Stammes, der seine Zweige eben abgeworfen hat.

Fig. 7. Nat. Gr. Medianer Längsschnitt durch die Anhaftungsstelle eines abfallenden Zweiges an den Hauptstamm (dessen Richtung durch einen Pfeil angegeben ist), mit der HÖHNEL'schen Schicht.

Fig. 8. $^{80}/_1$. Spiralgefäss aus der HÖHNEL'schen Schicht.

Fig. 9. $^{350}/_1$. Obere Epidermis des Blattes eines bleibenden Astes.

Fig. 10. $^{350}/_1$. Obere Epidermis des Blattes eines abfallenden Zweiges.

Fig. 11. $^{350}/_1$. Untere Epidermis des Blattes eines bleibenden Astes.

Fig. 12. $^{350}/_1$. Untere Epidermis des Blattes eines abfallenden Zweiges.

Taf. III.

Fig. 13. $^{350}/_1$. Querschnitt durch die Rinde eines abfallenden Zweiges.

Fig. 14. $^{350}/_1$. Querschnitt durch die Rinde eines jungen bleibenden Astes.

Fig. 15. $^{40}/_1$. Querschnitt durch die Endknospe eines bleibenden Astes in der Höhe des Vegetationspunktes. bl Blatt. st Stipula. a abfallender Seitenspross.

Fig. 16. $^{40}/_1$. Querschnitt durch die Endknospe eines abfallenden Zweiges in der Höhe des Vegetationspunktes. bl. Blatt. st Stipula.

Fig. 17*a*. $^{40}/_1$. Transversaler Längsschnitt durch die Endknospe eines abfallenden Sprosse bl Blatt. st. Stipula. **17*b*.** $^{80}/_1$. Der Vegetationspunkt von Fig. 17*a*.

Fig. 18. $^{80}/_1$. Medianer Längsschnitt durch die Endknospe eines abfallenden Sprosses.

Fig. 19. $^{80}/_1$. Längsschnitt durch die Endknospe eines bleibenden Sprosses. bl Blatt. st. Stipula. a. Vegetationspunkt des bleibenden Sprosses. b dito des abfallenden Sprosses.

Fig. 20. $^{80}/_1$. Wie Fig. 19, aber ein etwas älterer Zustand.

Fig. 21. $^{40}/_1$. Wie Fig. 20, aber Mutterspross und abfallender Zweig haben sich noch weiter entwickelt.

Fig. 22. $^{80}/_1$. Eben angelegte Achselknospe. st Stipula. Der Pfeil gibt die Richtung der Mutterachse an.

Fig. 23. $^{80}/_1$. Etwas ältere Achselknospe. Der Pfeil gibt die Richtung der Mutterachse an. a und b dieselbe Bedeutung wie in Fig. 19—21. st Stipula.

ÜBER PAPHIOPEDILUM AMABILE UND DIE HOCHGEBIRGSFLORA DES BERGES K'LAMM IN WESTBORNEO, NEBST EINER ÜBERSICHT ÜBER DIE GATTUNG PAPHIOPEDILUM.

VON

H. HALLIER.

Eine nur erst vorläufige Beschreibung von *Paphiopedilum amabile* wurde bereits an anderer Stelle veröffentlicht. Durch zwei im Gebirgsgarten zu Tjibodas zur Blüte gelangte Exemplare dieser schönen Orchidee bin ich inzwischen in die Lage gekommen, die folgende verbesserte und vervollständigte Beschreibung zu geben.

P. amabile Hallier f. in Natuurk. Tijdschr. Ned. Ind. 54 (II. 1895) p. 450—452. — Radices paucae, simplices, longae, vermiformes, crassae, in sicco sulcatae, pube densa, brevi, patula vestitae; folia ad basin scapi congesta, disticha, coriacea; iuniorum vernatio duplicativa, adulta basi duplicato-compressa, ceterum plana, oblonga, acuta, marginibus angustis, cartilagineis, hyalinis, minutissime serrulatis, apice in denticulos 2 laterales et mucronulum intermedium tripartita, supra saturate atro-viridia, maculis multis magnis pallide glauco-viridibus irregulariter tesselata, quae maculae, nervis sparsis longitudinalibus parallelis atro-viridibus interruptae, nonnunquam macula solitaria parva orbiculari atro-viridi ocellatae, stridore argenteo

subtili roridae subtus parum translucent; folia subtus glauca, nitore argenteo, punctulis minutis densissimis argenteis obsita, iuniora subtus dense praecipue secus nervos punctulis atro-violaceis obsita; nervus intermedius supra sulcatus, subtus acute carinatus; scapus 1-florus, raro 2-florus, longus, crassus, teres, saturate rubro-violaceus, nitidus, pilis densis, tenuibus, simplicibus, patentibus, rubro-violaceis molliter hirsutus; bractea brevis, ovarii partem basalem extenuatam vix superans, vaginalis, ovata, acutiuscula, carinata, basi tuberculato-incrassata scapum amplectens, sordide viridis, praecipue secus carinam colore sordide atro-violaceo afflata, praecipue ad basin incrassatam pilis brevibus procurvis subpatentibus rubro-violaceis hirsuta, ad marginem et carinam pilis densis minutis cinereis ciliata; ovarium longum, fusiforme, utrinque sensim extenuatum, 6-sulcatum, costis 3 angustioribus et 3 latioribus alternantibus muticis 6-angulum, laete sed saturate viride, nitidum, praecipue secus costas sicut sepalorum facies externa pilis densis tenuibus brevibus simplicibus patentibus vel procurvis rubro-violaceis molliter hirsutum; sepala extus laete viridia, lucida, dense et minute ciliolata, superum (i. e. vexillum) inferiore multo maius latiusque, late ovatum vel suborbiculare, procurvum, cucullatum, dorso carinatum, apice in acumen breve duplicato-compressum contractum, marginibus parum inflexis, basi parum reflexis, intus laete viride, lucidum, basi pilis minutissimis brevibus patentibus rubro-violaceis pulverulentum, nervis ca. 13—17 longitudinalibus, subparallelis, arcuatis, apicem versus convergentibus, prominulis, tenuibus, paulo saturatius colo-ratis, sed parum conspicuis obscure lineatum, medio sulcatum, ad basin stria intermedia brevi atro-violacea punctulisque paucis atro-violaceis pictum, apice pallescens, albido-viride, nervis palidioribus lineatum, glabrum, nitidulum; sepalum inferum late ovatum, acutum, cymbiforme, dorso nervo duplice carinatum, intus pallide albido-viride, nitidum, glabrum; petala (alae) transverse distantia, parum deflexa, longe spathulata, subacuta, basin versus sensim angustata, margine utroque ad dimidium basale undulato ciliisque longis tenuibus sparsis atro-

rubris barbato, ad medium valde revoluto, ad dimidium distale minute et dense ciliolato; petalum utrumque intus ad insertionem secus lineam rectam oblique descendentem pilis patentibus atro-rubris barbatum, ceterum glaberrimum, politum, ad margines undique laete viride, ad basin secus marginem superum et nonnunquam etiam secus inferum serie una verrucarum fuscarum nudarum guttatum, inter margines praeterea nonnunquam maculis raris similibus ornatum, ima basi concolor, albido-viride, paulo supra basin secus nervum intermedium stria lata fusca apicem versus sensim evanescente coloratum, a margine superiore usque ad striam intermediam saepe dense atro-rubro-punctatum, medio inter basin et apicem fusco-viride, dimidio distali area lata laete rubro-lilacina, marginibus laete luteo-viridibus cincta ornatum, in sicco nervis 9—11 parallelis lineatum, extus nervis longitudinalibus tenuiter lineatum, ad basin pilis dispersis minutis patentibus atro-violaceis puberulum, dimidio basali laete viride, politum, marginibus albescens, punctis perpaucis atro-rubris nonnunquam facieique internae verrucis translucentibus guttatum, secus medium stria lata longitudinali fusca apicem versus sensim evanescente tinctum, dimidio distali nitidulum, area orbiculari medio albida nervisque parallelis conspicue lineata, in circuitu basin versus fusco-viridi, apicem versus laete lilacina ornatum, marginibus laete luteo-viridibus cinctum; labellum secus nervum intermedium acute carinatum, extus nitidum, intus albidum maculisque densis saturate lilacinis punctatum, ungue extus pallide et sordide viridulo, rubescente, nervis pallidis parallelis lineato, ad basin interveniis saturate lilacinis striato, marginibus 2 superne involutis, convergentibus, lucidis, pallide luteo-viridibus, dense lilacino-verrucosis, utroque antice in acumen pallide viride, lilacino-punctatum, introrsum in saccum prominens continuato; saccus subcylindricus, inferne parum inflatus, extus antice inferne pallide viridis, superne abrupte colore inter rubrum et brunneum ambiguo tinctus, dense et minute lilacino-punctatus, antice oblique obtruncatus, margine antico laete et anguste luteo-viridi, ad medium acute sinuato, ad latera curvato-sinuato,

marginibus posticis rectis, ex ungue angulo acuto ascendentibus; columna apicem versus sensim incrassata, apice sub staminodio utrinque unidentata, supra bisulcata, mutice triquetra, pallide luteo-viridis, nitida; staminodium hippocrepidomorphum, superne conspicue cordato-excisum, non crenatum, inferne lobis 2 acutis parallelis profunde bifidum, facie nitidum, medio pallide viride, utrinque secus medium saturate et laete viride, lateribus late et laete luteo-viride, sinu infero angusto, rectangulari, papula intermedia, minuta, acuta praedito; stamina recurva; stigma ovatum, procurvum, subcymbiforme, in labelli stipitem imminens, viridulum.

Folia usque ad 15 cm. longa, usque ultra 4 cm. lata; scapus usque ad 5 dm. longus; flos 9—10 cm. latus; vexillum 3 cm. longum, usque ultra 2,5 cm. latum; sepalum inferum usque ultra 2 cm. longum, 1,5 cm. latum; petala usque ad 5 cm. longa, 10—17 mm. lata; labellum 3—4 cm. longum, ungue ca. 15 mm. longo, 12 mm. lato, sacco 2—2,5 cm. longo, ore 5 mm. lato, marginibus posticis 1 cm. longis; columna 7 mm. longa; staminodium ca. 7 mm. longum et latum.

Vergleicht man diese Beschreibung mit der früher gegebenen, so wird man leicht verschiedene Unterschiede zwischen beiden auffinden. Dieselben mögen teils dadurch zu erklären sein, dass ich in meinen flüchtigen, am Fundorte nach der lebenden Pflanze gemachten Aufzeichnungen die Abstufung und Mischung der Farben nicht genau genug wiedergegeben habe, teils aber auch scheinen sie darin ihre Ursache zu haben, dass die in Pflege befindlichen Pflanzen unter den veränderten Lebensbedingungen Veränderungen erlitten haben. So ist nach meinen Reiseaufzeichnungen die Fahne beiderseits dunkelgrün längsgestreift, was in der lateinischen Beschreibung wiedergegeben wurde durch die Worte: *utrinque* nervis *saturate* viridibus striatum; auch erinnere ich mich dessen noch sehr deutlich, dass bei der wildwachsenden Pflanze die Längsnerven der Fahne beiderseits und viel schärfer hervortraten als bei der in Pflege befindlichen, bei welcher sie nur innen durch dunklere Färbung hervortreten und auch hier nur sehr fein sind und nur wenig in's Auge fallen. Auch die Farbe der oberen Hälfte des Schuhes,

bei der oben beschriebenen Pflanze ein mit violetter Punktierung untermischtes Braunrot, war offenbar am natürlichen Standorte anders und findet sich in meinen Aufzeichnungen zweimal als Braungrün angegeben. Nur in einer Ungenauigkeit dieser Aufzeichnungen mögen hingegen vielleicht folgende Abweichungen der obigen Beschreibung von der früheren ihre Ursache haben: Die äussere Hälfte der Flügel ist bei der in Pflege befindlichen Pflanze innen nicht einfach rot, sondern mehr lila; der Nagel des Schuhes ist aussen nicht schlechtweg blassrot, sondern von einer ganz unbestimmten Farbe, bleich grünlich, kaum merkbar in's Rötliche spielend, dabei von bleichen und hervortretenden Adern durchzogen, und macht durch Farbe und Aderung ungefähr den Eindruck einer gefässreichen Darmhaut; innen endlich ist der Schuh nicht blassrot, sondern weisslich, und nicht mit roter, sondern mit lilafarbiger Punktierung.

Da *P. Mastersianum* Pfitz. in der Verwandtschaft des *P. amabile* diejenige Art ist, welche mir, und zwar durch einen Holzschnitt in Gardener's Chronicle, zuerst bekannt wurde, so hat sich mir früher auf lange Zeit der falsche Eindruck eingeprägt, dass *P. Mastersianum* der nächste Verwandte des *P. amabile* sei. Erst eine von F. Sander in St. Albans erhaltene farbige Abbildung des *P. Mastersianum* überzeugte mich davon, dass dieses von unserer Art in verschiedener Hinsicht erheblich abweicht. Die Fahne ist bei *P. Mastersianum* offenbar viel grösser und rings mit einem breiten, gelblichweissen Rande eingefasst, der bei unserer Art nur innen an der Spitze der Fahne angedeutet ist; die Flügel sind viel kürzer und am Grunde breiter als bei unserer Art; ihre Grundfarbe ist nicht lebhaft hellgrün, sondern braunrot; es fehlen ihnen ferner die grossen schwarzroten Warzen und der dunkle Längsstreifen vollkommen, und statt dessen erstreckt sich die dunkelrote Punktierung viel weiter über die basale Hälfte der Flügel als bei *P. amabile*; in ihrer äusseren Hälfte fehlt die gelbgrüne Umrandung, und die Lila-Färbung ist nur auf wenige Stellen beschränkt. Der Schuh ist bei *P. Mastersianum* auch in seiner unteren Hälfte braunrot, oben nicht so schräg nach vorne abgeschnitten wie bei unserer

Art, und ohne gelbgrünen Rand, und endlich ist auch das Staminodium anders gestaltet als bei *P. amabile*, nämlich oben in zwei kurze schmale Spitzchen gespalten, unten aber in zwei einwärts gekrümmte, spitze Hörner verlängert. Schliesslich liess sich auch noch an lebenden Pflanzen des *P. Mastersianum*, welche der botanische Garten kürzlich aus Ambon von Herrn Micholitz, einem Sammler des Hauses Sander, erhielt, feststellen, dass es viel grösser und kräftiger von Wuchs ist als unsere Art, und dass die schachbrettartige Zeichnung der Blätter viel undeutlicher ist.

Nach einem Briefe von Sander ist die nächste Verwandtschaft des *P. amabile* vielmehr bei *P. Bullenianum* Pfitz. zu suchen, und nach Einsicht der Beschreibungen von dieser Art und ihren beiden Abarten erscheint es mir sogar nicht mehr unmöglich, dass *P. amabile* zu *P. Bullenianum* gehört. Die Hauptform des letzteren unterscheidet sich allerdings nach Reichenbach's dürftiger Beschreibung von unserer Pflanze sehr wesentlich durch „tepalis *deflexis*, verrucis in ungue labelli *maximis* antice, sacci fundo *subconico*, staminodio dorso *minute* emarginato, antice laciniis *ligulatis introrsis*" und ihre *zahlreichen*, *violett*braunen Warzen auf den Tepalen und der Lippe. Die var. *oculatum* Rchb. f. hingegen, welche von der Hauptform stark abweicht und vielleicht besser als besondere Art aufzufassen ist, stimmt nach den vorhandenen dürftigen Beschreibungen mit unserer Art fast in allen Stücken überein. Sie besitzt, wie aus Reichenbach's Beschreibung hervorgeht, denselben malvenfarbigen Mond auf der Innenseite der äusseren Hälfte der Flügel, dieselben fast schwarzen Augenflecken an den Rändern der letzteren und denselben braunroten, grün berandeten Schuh wie unsere Art, und ferner passen in Veitch's Beschreibung von *P. Bullenianum*, welcher offenbar nur die var. *oculatum* zur Grundlage gedient hat, die Angaben „upper sepal with some *blackish streaks at the base*; petals with the dilated apical portion *edged with pale yellow-green*" ausgezeichnet auf unsere Pflanze. Einzig und allein Reichenbach's Angabe „the stalk of the lip is light *ochre*-coloured with innumerable short *dark brown* spots and bars", welche

offenbar nur auf die eingerollten Ränder des Nagels zu beziehen ist, lässt sich auf die oben von uns beschriebene Pflanze nicht anwenden. Mit völliger Sicherheit lässt sich daher die Frage, ob *P. amabile* mit *Cypripedium Bullenianum* var. *oculatum* identisch ist, nur in Europa durch Vergleichung der lebenden Pflanzen entscheiden.

In Veitch's Handbuch der in den Gewächshäusern Grossbritannien's in Pflege befindlichen Orchideen, welches wegen seiner zahlreichen leichtfertigen Zusammenstellungen nur mit grösster Vorsicht gebraucht werden darf, ist *P. Bullenianum* mitsamt seinen Abarten als Varietät zu *P. Hookerae* Pfitz. verbracht worden, und da dieses zudem noch von Veitch durch einen Holzschnitt gut abgebildet wurde, so war mir freilich bei der Bestimmung des *P. amabile* von vorneherein der Gedanke völlig benommen, dass es mit *P. Bullenianum* nahe verwandt oder identisch sein könne. Zum mindesten mit der var. *oculatum* hat jedoch *P. Hookerae* nur sehr geringe Ähnlichkeit, während die Hauptform des *P. Bullenianum* sich dem letzteren allerdings durch seine „sepala *deflexa*", durch „staminodii laciniae *introrsae*" und seine „*zahlreichen* Warzen auf den Tepalen und der Lippe" etwas zu nähern scheint, aber doch auch wieder durch „sacci angulis *rhombeis*, fundo *subconico*, staminodio dorso *minute* emarginato, antice *papula* in sinu interiecta" erheblich abweicht.

Von unserem *P. amabile* unterscheidet sich *P. Hookerae* nach Veitch's Beschreibung und Abbildung vornehmlich durch *graue* Behaarung des Blütenschaftes und Fruchtknotens, grössere Länge des Vorblattes, den gelblichweissen Rand der Fahne und kürzere und breitere, stark abwärts gebogene Flügel mit kaum zurückgebogenen Rändern. Auf der Innenseite sind die letzteren viel zahlreicher punktiert; es fehlen ihnen grössere Warzen; statt längs der Anheftungsstelle sind sie längs des Mittelnerven behaart; in der basalen Hälfte fehlt ihnen der dunkle Mittelstreifen, wohingegen der Rand purpurn ist, und der purpurnen äusseren Hälfte fehlt die grüne Umrandung. Der Schuh unterscheidet sich durch andere Färbung und durch seinen bewimperten, nicht schief abgeschnittenen Rand, und das ungewöhn-

lich grosse, braunpurpurne Staminodium ist unten kreisrund ausgeschnitten, ohne Mittelzahn, und oben gekerbt.

Um Verwechselungen vorzubeugen, sei hier noch hingewiesen auf den Doppelbastard *Cypripedium* × *amabile* Bleu in Revue hort. 63 (1891) p. 496—497 c. tab. color., welcher mir leider erst bekannt wurde, als ich die von mir gesammelte Art bereits benannt hatte.

Diese letztere fand ich am 30. I. 1894 in Westborneo in grosser Menge in einer Höhe von ungefähr 700—950 m. auf dem Berge K'lamm bei Sintang am Mittellaufe des Kapúas-Stromes. Zur genaueren Charakterisierung der Standortsverhältnisse dieser schönen Orchidee lasse ich hier eine Skizze der Hochgebirgsflora dieses eigenartigen Berges folgen, in welcher zur Vermeidung von Wiederholungen zugleich auch die übrigen daselbst gesammelten Pflanzen möglichste Berücksichtigung finden sollen.

Aus einer weiten, mit jungem Wald überdeckten Ebene, in welcher nur hier und da einige dajakische Niederlassungen inmitten frischgrüner Reisfelder eingestreut liegen, erhebt sich der Bukit K'lamm ganz unvermittelt bis zu nahebei 1000 m. absoluter Höhe; im Grundriss ist er von ungefähr elliptischer Gestalt, und seine Längsachse erstreckt sich ungefähr von Osten nach Westen. In seiner unteren Hälfte sind seine steilen Gehänge dicht mit Urwald bedeckt, während die ganze obere Hälfte von einer mächtigen, fast allseitig senkrecht abstürzenden Felswand umgürtet ist, die man nur am Westende des Berges, wo sie etwas niedriger und schwach geneigt ist, mit Hilfe einer Rottanleiter ersteigen kann.

Hat man am Westende den Hochwald unter sich, so gelangt man an die ersten Felspartieen, deren niedrige Wände man bald mit Hilfe von darüber hinlaufenden Baumwurzeln erklimmen, bald auf schmalem Pfade umgehen muss. Hier findet man im Halbschatten an einer wasserüberrieselten Felswand eine reizende veilchenblütige Gesneracee (B. 2372) [1]) und eine kleine

---

1) Die von dem Buchstaben B. begleiteten Nummern beziehen sich in diesem,

Sonerila (B. 2297) und darunter im modernden Humus eine *Phyllagathis* (B. 2357), eine *Coelogyne* (B. 2327) und eine rauchbraune *Clavaria* (B. 2436).

Bereits hier beginnt an den steilen Gehängen, wo zwar schon einzelne Bäume der dünnen Erdschicht Nahrung und dem Winde ein kümmerliches Dasein abtrotzen können, aber noch nicht die Vorbedingungen für die Entwickelung eines üppigen Hochwaldes vorhanden sind, der Baumwuchs einen xerophilen Charakter anzunehmen. Derselbe giebt sich besonders in dem gedrungenen, knorrigen Wuchs der Stämme und Äste, in der Kleinheit der Bäume, in der ungemeinen Härte des Holzes und in der Form und Beschaffenheit der Blätter zu erkennen. Die letzteren sind meist sehr dick, steif, lederig, ganzrandig, mit möglichst kleinen Umrissen, also spathelförmig, elliptisch bis fast kreisförmig, ohne Träufelspitze und oft mit umgerollten Rändern.

Eine mit diesen xerophilen Eigenschaften ausgestattete *Adinandra* (B. 1335) findet sich von hier ab bis hinauf auf den Rücken des Berges überall in der Gebirgssteppe wieder und wird zunächst noch begleitet von *Cratoxylon glaucum* Korth. (*Cr. microphyllum* Miq.; B. 1404). Die eigentliche Xerophytenregion beginnt aber erst an den nun folgenden steilen, mit einem dichten und hohen, undurchdringbaren Gestrüpp von *Gleichenia dichotoma* überwucherten Gehängen, welche nur noch hie und da an weniger steilen Stellen auf kurze Strecken von Hochwald unterbrochen werden. Neben anderen xerophilen Bäumen finden sich hier vereinzelte Exemplare einer *Schima* (B. 2447), von *Cratoxylon glaucum*, *Ploiarium elegans* Korth. (B. 2470) und einer *Fagraea* (B. 2304), sowie von Lianen eine Araliacee (B. 2306), eine *Alyxia* (Akar tigári [1]). — B. 2311), *Nepenthes Reinwardtiana* Miq. (B. 2299) und *N. albomarginata* Lobb (B. 2300). Ganz besonders prägt sich aber, durch Ausbildung

---

wie in allen meinen folgenden die Flora Borneo's behandelnden Aufsätzen auf das dem Herbar des botanischen Gartens zu Buitenzorg angehörende Herbarmaterial der holländischen Borneo-Expedition von 1893—1894.

1) Siehe Natuurk. Tijdschr. Ned. Ind. 54 (1895) S. 433.

von Wasserspeichern und Oberflächenverminderung, der xerophile Charakter aus in dem dürftigen Pflanzenwuchs, welcher die Baumstämme bekleidet: *Dischidia Rafflesiana* Jack. (B. 2295), *Myrmecodia* (B. 2317), *Hydnophytum*, Melastomaceen und einer Orchidee (B. 2347) mit stielrunden, fleischigen Blättern und weissgrau behaarten Blütenstielen und Blüten. Hie und da ist die *Gleichenia* untermischt mit *Pteris aquilina* und *Polypodium Dipteris*, welches an zwei geschützteren Stellen in der Nähe der oben erwähnten Felswände sogar ausschliesslich den Platz behauptet, den schmalen Fusspfad zu beiden Seiten mit einem dichten Blätterdach überschattend, und dicht unter der grossen Felswand gesellt sich zu diesen dreien auch noch *Polyp. bifurcatum* Baker (B. 2301).

Hat man den zweiten und letzten der erwähnten Hochwaldgürtel durchschritten, so gelangt man an die ersten grösseren Felspartieen. Die Felsplatten sind hier jedoch noch stark geneigt, sodass man fast ohne besondere Vorkehrungen darauf hinaufkaufen kann, und vermittels zweier darübergelegter Rottanleitern gelangt man ohne Mühe darüberhin. Die Felsplatten selbst sind zum grössten Teil völlig nackt, und nur hie und da erheben sich auf ihnen die mannshohen Halme von *Arundina speciosa* Bl. (B. 2322). Die dazwischen liegenden weniger steilen und schon mit einer dickeren Erdschicht bedeckten Stellen sind jedoch mit dichtem, hohem und trockenem Steppengrase bedeckt, aus welchem sich die prachtvollen Blüten von *Paphiopedilum amabile* (B. 2315), *Spathoglottis gracilis* Rolfe (B. 2352), *Bromheadea Finlaysoniana* Rchb. f. (B. 2323) und *Arundina* erheben, welche alle vier von hier ab bis hinauf in die Hochgebirgssteppe über der grossen Felswand sehr zahlreich auftreten. Eine von Wasser überrieselte Felsplatte ist überdeckt von einer winzigen, lilablütigen *Utricularia* (B. 2356), der sich die bereits erwähnte *Sonerila* zugesellt. Der xerophil-alpine Charakter des Baumwuchses erreicht hier durch hochgradige Reduktion der Blätter und Annahme des Coniferen-Typus seinen höchsten Grad. Es beginnt hier nämlich eine *Baeckea* (B. 2308) mit kurzen, dichten Nadeln vorzuherrschen, deren kleine knorrige Bäumchen

und Sträucher durchaus den Eindruck von Wachholderarten hervorrufen und der Landschaft ein sehr absonderliches Gepräge aufdrücken. Auch darin giebt sich noch besonders der subalpine Charakter dieser Felslandschaft zu erkennen, dass *Ficus diversifolia* Bl. (B. 2443), welcher im Urwalde des Flachlandes nur als Epiphyt in den höchsten Baumkronen vorkommt, hier auf den Boden hinabsteigt. Nur ein *Hydnophytum* und ein *Loranthus* (B. 2296) finden sich hier noch von Überpflanzen und Schmarotzern auf dem kümmerlichen Baumwuchs vor.

Nachdem man auf schmalem Fusspfad nochmals eine steile *Gleichenia*-Steppe erstiegen hat, steht man plötzlich vor der grossen, fast senkrechten, völlig nackten und vom herabströmenden Regenwasser gefurchten Felswand mit ihrer 46 m. langen Rottanleiter. Nur bei der Mitte der Leiter befindet sich ein kleines, nasses, mit *Arundina* und der erwähnten *Sonerila* und *Utricularia* bewachsenes Humuslager, und bis hierher steigt auch von der Hochgebirgssteppe des Bergrückens her eine eigenartige, offenbar neue *Nepenthes*-Art (B. 2344) mit grossen, unten bauchig erweiterten Kannen und unterseits mitten aus der Spreite des Phyllodiums heraustretendem Kannenstiele herab.

Wenige Schritte über der Leiter befindet sich ein kleiner offener Platz, auf welchem sich rechts vom Pfade ein dichtes Gestrüpp von *Polypodium Dipteris*, und links als Gegenstück ein solches von *Gleichenia* befindet. Von hier aus führt der Pfad, in ungefähr westöstlicher Richtung noch lange Zeit längs der Mittellinie des Bergrückens steil ansteigend, durch den Hochgebirgswald, welcher den Rücken des Berges bekleidet. Unter den dichten, kleinen, meist kerzengeraden Stämmen des letzteren findet sich nur hie und da ein majestätisches Exemplar von *Dacrydium* (B. 2360) oder *Casuarina* (B. 2309) mit über 2 m. Stammumfang, und unter den Laubhölzern erreicht nur ein einziges (B. 2383) grössere Dimensionen. Für die Dajaken besteht die grosse Anziehungskraft dieses schwer zugänglichen Hochgebirgswaldes in dem reichlichen Vorkommen von *Payena Leerii* (B. 2310), deren eingetrockneter Milchsaft von ihnen als Gĕtá njátŏ wāríngin in den Handel gebracht wird. Im

Übrigen setzt sich derselbe hauptsächlich zusammen aus einer Ternstroemiacee (?. — B. 2380), einer *Garcinia* (B. 2377), einer Araliacee (B. 2375), *Quercus* (B. 2382), *Myristica* (B. 2381), einer Anonacee (B. 2434), einem Farren (B. 2465), *Eurya* (B. 2471) u. s. w. Im Innern dieses Hochgebirgswaldes ist der Boden in seinen Teilen ziemlich dicht bedeckt mit einer Kraut- und Strauchvegetation, von welcher nur erwähnt sein mögen ein *Ptychosperma* (?. — B. 2334), *Rigiolepis borneensis* Hook. f. (B. 2339), ein *Cinnamomum* (B. 2350), *Euthemis minor* Jack. (B. 2364), *E. leucocarpa* Jack. (B. 2363) und eine dritte Art (B. 2467), Zingiberaceen (B. 2491), eine Ampelidee (B. 2492) und eine *Coelogyne* (B. 2489). An sumpfigen Stellen findet sich eine grosse Liliacee (?. — B. 2521) und ein *Pandanus* (B. 2250). Von Lianen sind besonders häufig eine mächtige *Plectocomia* (B. 2358) und eine an den Baumstämmen emporkriechende Aroidee (B. 2345), und als Epiphyten finden sich ein *Aeschynanthus* (B. 2493) und mehrere *Dendrobium*-Arten (B. 2313 u. a.).

In den äusseren Partieen des Waldes begegnen wir hingegen in seinem tiefen Schatten nur einer sehr spärlichen Humusvegetation. In Gesellschaft von *Nepenthes ampullaria* Jack. (B. 2379), *Aeginetia indica* Roxb. (B. 2293), einer weissen, blattlosen *Burmannia* (B. 2333), einer mit *Goodyera* verwandten saprophytischen Orchidee (B. 2354 u. 2368) und einer anderen, welche durch die Zeichnung ihrer Blätter mehr an *Anectochilus* erinnert (B. 2453), von *Plocoglottis Lowii* Rchb. f. (B. 2394), *Schizaea digitata* Sw. (B. 2353), einer *Lindsaya* (B. 2365) und einem *Trichomanes* (B. 2341) treffen wir hier auch wieder unser *Paphiopedilum* an. In einem felsigen Bachbett findet sich hier auch in grosser Menge *Polypodium bifurcatum* wieder.

Bis an die Kante der Felswand heran nehmen die äusseren Partieen des Waldes mehr und mehr einen ausgeprägt xerophilen Charakter an; verschiedene Arten (oder Formen?) von *Dacrydium* (B. 2360 und 2374), ein oleanderblättriger *Podocarpus* (B. 2373) und *Casuarina* vertreten hier den Coniferen-Typus und treten in Gemeinschaft mit *Ploiarium*, *Adinandra* und der Ternstroemiacee (B. 2380) in grosser Zahl von Exemplaren

auf. Biegt man vom Fusspfad aus rechtsab in diesen xerophilen Wald hinein, so lichtet sich derselbe längs der südlichen Felswand nach Osten zu mehr und mehr, und die kleiner und gedrungener werdenden Dacrydien lassen weite, von trockenem Steppengras, sowie von *Gleichenia* und *Lycopodium cernuum* (B. 401) überwucherte Zwischenräume zwischen sich. Auch hier im Grase begegnen wir wieder unserem *Paphiopedilum* in Gemeinschaft mit den vorerwähnten Orchideen (*Spathoglottis*, *Arundina* und *Bromheadea*), zu denen sich noch eine prächtige, in grossen Massen auftretende *Coelogyne* (B. 2452) mit grossen weissen Blumen gesellt. Von Lianen sind hier besonders häufig: *Nepenthes Rafflesiana* Jack. (B. 2298 u. 2378), *bicalcarata* Hook. f. (B. 2438 und 2472), *Reinwardtiana* Miq. und *albomarginata* Lobb, *Alyxia* (B. 2311), die vorerwähnte Araliaceen-Liane (B. 2306), ein *Smilax* (B. 2486) und eine *Tupeia* (B. 2351) und von kleinen Sträuchern und Kräutern: *Euthemis minor* und *leucocarpa*, *Rigiolepis*, eine Rubiacee (B. 1252) und ein mit *F. diversifolia* Bl. verwandter *Ficus* mit grauen Früchten und unterseits senfgelben, weisslich geaderten Blättern (B. 2366).

Wie schon unterhalb der Felswand in der steilen, sonnigen *Gleichenia*-Steppe, so drückt sich auch hier oben wieder der xerophile Charakter des Pflanzenwuchses durch das häufige Vorkommen einiger abenteuerlicher, mit verschiedenartigen Wasserspeichern ausgerüsteter Überpflanzen aus, und ausser einer Anzahl schöner, mit Ausnahme von B. 2313 einander sehr nahe verwandter Dendrobien (B. 2314, 2450, 2451, 2454 u. 2495) treffen wir hier an den Baumstämmen auch wieder *Dischidia Rafflesiana*, *Myrmecodia* und *Hydnophytum* an, zu denen sich noch das myrmekophile, mit dickem, beschupptem, fleischigem, hohlem Stamm an den Baumstämmen emporkriechende *Polypodium sinuosum* Wall. (B. 2316) gesellt.

Aus diesem Saume lockeren Xerophytenwaldes gelangen wir bald auf die steilen, offenen Gehänge, welche sich auf der Südseite zwischen die senkrechte Felswand und den bewaldeten Rücken des Berges einschieben. Der Baumwuchs tritt hier sehr zurück und macht einer ausgedehnten Hochgebirgssteppe Platz,

in deren hohem, dichtem Grase *Paphiopedilum amabile* nicht mehr aufkommen kann, und von den erwähnten Boden-Orchideen die *Coelogyne* (B. 2452) die Vorherrschaft gewinnt. Im Übrigen ist hier der Kraut- und Strauchwuchs, wenn auch etwas ärmer an Arten, so doch ungefähr derselbe wie im lockeren Waldgürtel der Westseite des Berges: Auch hier finden sich noch *Gleichenia*, *Lycopodium cernuum*, *Nepenthes*-Arten, *Alyxia* und die Araliaceen-Liane (B. 2306). Nur hie und da treten die schiefen, steil aufsteigenden Felsplatten fast nackt zu Tage, nur dünn bekleidet mit der Zwergvegetation einer *Cladonia* (B. 2437) und einer Chroolepidee (B. 2473), welche an vom Wasser überrieselten Stellen der *Sonerila* (B. 2297) und einer grösseren, ebenfalls blaublütigen *Utricularia* (B. 2490) Platz machen, und hie und da ausgeschmückt mit den grossen Kannen der *Nepenthes* (B. 2344). Von den Bäumen gelangt hier neben *Dacrydium* und *Casuarina* wieder *Baeckea* (B. 2308) zur Herrschaft, hie und da untermischt mit der zierlicheren, überhängenden, langnadeligen *Baeckea frutescens* (B. 2466) und einer dritten Myrtacee, einer buchsbaumblättrigen *Eugenia* (B. 2439). Ausserdem sind noch unter den vereinzelten, kleinen, knorrigen, gedrungenen Bäumen und Sträuchern vertreten: *Ploiarium*, ein *Vaccinium* (B. 2476), ein vaccinienartiger *Elaeocarpus* (B. 2475), ein *Rhododendron* (B. 2461), eine rhododendronartige Ternstroemiacee (B. 2446), verwandt oder übereinkommend mit B. 2380, zwei *Polyphragmon*-Arten (B. 2444 u. 2482), ein *Glochidium* (B. 2477), eine *Tetranthera* (B. 2478), Ardisien (B. 2480 u. 2483) u. a. Bemerkenswert ist hier noch ein kleiner Baum (B. 2484) mit decussierter Blattstellung, dessen Rinde ein sehr dichtes, feines und weiches Fasergewebe enthält. Wäre er häufiger und nicht auf so abgelegene, unzugängliche Standorte beschränkt, so könnte er gewiss für die Industrie von Bedeutung werden. Auch die vorerwähnte *Schima* ist hier häufig, doch besitzt sie hier viel kleinere und dickere Blätter (B. 2479) als an den Gehängen unterhalb der Felswand. Ganz besonders macht sich hier aber der Einfluss des sonnigen, dem Wind und Wetter ausgesetzten Standortes bemerklich bei einer Eiche (B. 2481), welche sowohl hier in der

Hochgebirgssteppe wie auch in den äusseren Partieen des darüber befindlichen Hochgebirgswaldes vorkommt und an diesen beiden Standorten einen so verschiedenen Charakter annimmt, dass man bei oberflächlicher Betrachtung zwei ganz verschiedene Arten vor sich zu haben meint. Während nämlich die in der offenen Steppe stehenden Bäume den gedrungenen Wuchs der übrigen Bewohner dieser Rhododendron-Region annehmen und kleinere, äusserst dicke, kurz elliptische und völlig stumpfe Blätter besitzen, sind die Exemplare des Waldes viel grösser, und ihre grossen Blätter besitzen eine deutliche, scharf abgesetzte Spitze.

Als Stellvertreterin der *Gleichenia* und des *Polypodium Dipteris* überzieht dicht unterhalb des Waldes die schöne, bisher nur vom Berge Ophir auf Malakka bekannte, von Teijsmann jedoch im Jahre 1875 auch auf den Karimata-Eilanden gesammelte *Matonia pectinata* Br. auf eine weite Strecke hin die Hochgebirgssteppe, die Unebenheiten des Bodens und die tiefen Wasserrisse unter einem gleichmässigen, dichten, trügerischen Blätterdache verbergend und dadurch dem Vordringen des fremden Eindringlings ein Ziel setzend. Hier ist es auch, wo sich die grossen, schönen, gelbbraunen Blüten eines *Dendrobium* (B. 2388) aus der Verwandtschaft der oben erwähnten Arten auf mannshohen Schäften, dem Namen der Gattung zum Trotz, unmittelbar vom Erdboden erheben, und auch in diesem Herabsteigen eines Vertreters einer epiphytischen Pflanzengattung auf den felsigen Erdboden drückt sich wieder deutlich der xerophile Charakter dieser Hochgebirgsregion aus: Auf dem nackten oder nur erst mit einer dünnen Erdschicht bedeckten Gestein kann sich noch kein üppiger, geschlossener Tropenwald, sondern nur erst eine dürftige, lockere, lichtdurchlassende Xerophytenvegetation entwickeln, und die an geringe und unregelmässige Wasserzufuhr gewöhnten Epiphyten, welche sich im Urwalde des Flachlandes vor dem Mitbewerb der üppigen Krautvegetation des Bodens und vor dessen übermässigem Wasserreichtum auf die Bäume flüchten müssen, laufen hier auf dem nur mit niedrigem Pflanzenwuchs bedeckten und der Sonne ausgesetzten

Gestein nicht Gefahr, von schnell wachsenden ombrophilen Mitbewerbern erdrückt, oder von übermässiger Bewässerung des Bodens belästigt zu werden.

Aus diesen nur für Xerophilen günstigen Standortsverhältnissen erklärt sich nun auch mit Leichtigkeit die äussere Tracht unseres *Paphiopedilum amabile*. Von *Cypripedium* wurde durch Pfitzer die Gattung *Paphiopedilum* hauptsächlich abgetrennt wegen ihrer dicken, fleischigen, lederigen, in der Knospenlage nicht gerollten, sondern reitenden Blätter. Auch die meisten übrigen Arten der Gattung kommen entweder an mehr oder weniger trockenen und felsigen Standorten oder als Epiphyten auf Bäumen vor, und nur das bleibt noch ein Rätsel, weshalb die Gruppe der Tesselata in ihren schachbrettartig gezeichneten oder auf bleichem, graugrünem Grunde schwarzgrün marmorierten Blättern eine Eigenschaft zur Schau trägt, die im Allgemeinen nur ausgeprägten Ombrophilen zukommt.

Auch ein anderes, mit *P. amabile* sehr nahe verwandtes, wenn nicht gar identisches *Paphiopedilum* (B. 2968) fand ich auf felsigem Untergrund, nämlich auf der vordersten (nördlichsten), sich ungefähr 750 m. hoch über den Meeresspiegel erhebenden Tuffbank des Berges Liang Gagang bei Nanga Raun am Oberlaufe des Mandai, eines linken Seitenflusses des Kapúas. Es wächst hier in wenigen Exemplaren in Gemeinschaft mit zahlreichen Orchideen von epiphytischem Charakter auf dem auf eine weite Strecke hin nackt zu Tage tretenden, nur mit dürftiger Krautvegetation und lockerem, niedrigem Baumwuchs bedeckten Gestein. Leider ist es mir nicht geglückt, von dieser Art Blüten zu erhalten oder lebende Pflanzen nach Buitenzorg überzuführen.

Von den Malaien zu Sintang und den in der Umgebung des K'lamm ansässigen Desa-Dajaken wird *Paphiopedilum amabile* Lau prĕntit genannt, und zwar ist Lau in Westborneo die allgemeine Bezeichnung für Orchideen.

Bei der Bestimmung des *P. amabile* empfand ich es als grossen Mangel, dass noch keine tiefer greifende Einteilung der

Gattung *Paphiopedilum* vorgenommen worden ist. Von Pfitzer ist zwar eine solche angebahnt worden; Veitch hingegen beschränkt sich darauf, nur die amerikanischen Arten von den altweltlichen gesondert zu halten, und lässt sie im Übrigen in der völlig unwissenschaftlichen alphabetischen Anordnung einander folgen. Um es denjenigen, die künftighin mit den Arten der Gattung *Paphiopedilum* etwas näher bekannt werden wollen, zu ersparen, den weitläufigen von mir eingeschlagenen Weg wieder ganz von Beginn ab wiederholen zu müssen, gebe ich hier unter Anführung der wichtigeren Litteratur, soweit sie in Veitch's Handbuch nicht erwähnt ist, eine Übersicht der Gattung, wie sie sich mir beim Bestimmen des *P. amabile* durch Vergleichung der Beschreibungen und Abbildungen der einzelnen Arten ergeben hat.

PAPHIOPEDILUM Pfitz. in Engl., Jahrb. 19 (13 IV 1894) p. 40.

A. **COELOPEDILUM** Pfitz. — Capsula *unilocularis*. — Gerontogaea.

a. **Aphanoneura.** — Folia subtus *saturate purpurea* concoloria vel *dense* purpureo-maculata; sepalum superum (vexillum) suborbiculare, *obtusum* vel *brevissime* acuminatum, planum vel *inflexum*, *nunquam* apice reflexum; petala vexillo colore *aequalia*, forma *similia*, *aequilata*, *plana* vel marginibus parum inflexa, facie interna sicut sepala nervis coloratis *destituta*, *glaberrima*; sacci lobi postici *rotundati* vel *subnulli*, margines *nunquam* conspicue reflexi.

I. *Brachypetalum*. — Folia *oblonga*, *non* loriformia, supra *atro-viridia*, colore pallido *picta*; scapus 1-2-*florus*; flores *albi* vel pallide *lutei*, maculis vel punctulis purpureis *guttati*; petala *brevia*, *lata*, apice *rotundata*, valde *deflexa*, cum vexillo *triangulum regulare* formantia; labelli unguis margines involuti dense et *minute purpureo-punctati*.

*. Folia supra pallide *marmorata* vel transverse *vittata*; scapus foliis *brevior*; sepala et petala dorso *concoloria* vel *guttata*, *non* nervosa; saccus *ovoideus*, lobis posticis *conspicuis*, *abrupte* ex ungue ascendentibus.

1. P. concolor (Par. 1865) Pfitz. in Engl. Prantl, Nat. Pfl. 2. 6. (1889) p. 82 fig. 83 C. — *Cypripedium concolor* Parish; Gard. Chron. ser. III. vol. 9 (1891) p. 501 fig. 101; Hook. f., Fl. Brit. Ind. 6 (1894) p. 170. — Hinterindien.

2. P. Godefroyae (G. Leb. 1883) Pfitz. — Malakka.

Var. leucochilum in Gard. Chron. III 15 (1894) p. 717 et 815 fig. 106.

3. P. bellatulum (Rchb. f. 1888) Pfitz. — *Cypr. bellatulum* Rchb. f. in Gard. Chron. III. 3 (1888) p. 648 et 747 fig. 99, 7 (1890) p. 556 fig. 89. — Shan-Staaten (R. Moore in Gard. Chron. III. 17 (1895) p. 790).

Var. album Rolfe in Gard. Chron. III. 17 (1895) p. 738 sub *Cypripedio*. — Shan-Staaten.

**. Folia supra maculis ellipticis longitudinalibus *guttata*; scapus foliis *longior*; sepala et petala dorso nervis purpureis *striata*; saccus *urceolatus*, lobis posticis *parum* conspicuis, *sensim* in unguem desinentibus.

4. P. niveum (Rchb. f. 1869) Pfitz. — *Cypr. niveum* Rchb. f.; Hook. f. l. c. p. 171. — Nordwestecke des malaiischen Inselmeeres.

b. **Chromatoneura.** — Folia subtus *pallide viridia* vel *parce* ad basin praecipue colore purpureo vel lilacino afflata; sepalum superum vel etiam inferum vel petala intus nervis omnibus vel demum intermedio coloratis *striata*; vexillum plerumque *conspicue* acuminatum, basi ad margines et apice plerumque ± *reflexum*; petala a vexillo forma semper, colore plerumque *diversa*, *angustiora* et plerumque longiora, *transverse distantia* vel deflexa, intus prope basin saepe parce *barbata*, marginibus plerumque *undulata* vel *contorta*; sacci lobi postici *conspicui*, *abrupte* ex ungue ascendentes, plerumque *acutiusculi*, margines orales saepe ± *reflexi*.

α. **Tesselata** Rchb. f. — Folia *oblonga*, *nunquam* longe et anguste loriformia, supra colore saturate viridi et pallide viridi vel glauco-viridi *tesselata*; scapus 1—2-*florus*; labelli unguis margines involuti *verrucis conspicuis* purpureis *maculati*.

II. *Sigmatopetalum.* — Petala *longe spathulata*, basi *parum* deflexa, ceterum plerumque *transverse* distantia, apice plerumque iterum sursum parum *recurva*, *sigma* elongatum *imitantia*, *obtusa* vel *acutiuscula*, dimidio distali dilatato intus ± late pallide *rubra* vel *lilacina*, dimidio basali virentia maculisque atro-rubris ornata; sacci magni *subcylindrici* margines orales parum recurvi; staminodium *hippocrepidomorphum*, superne brevius, inferne profunde *incisum*, lobis inferis parallelis vel saepius incurvo-convergentibus, *obtusis* vel *acutiusculis*, *latis*, plerumque *denticulo* intermedio separatis.

*. **Chloroneura.** — Vexillum intus ad basin demum laete *viride*, *raro* album, nervis saturatius *viridibus* plerumque *tenuibus* striatum; petalorum dimidium basale intus *dense* pureo-punctatum vel *rarius* secus marginem superum vel utrumque vel *raro* secus marginem superum et nervum intermedium verrucis atro-rubris guttatum, ad margines plerumque conspicue ciliatum.

5. P. Mastersianum (Rchb. f. 1879) Pfitz. — *Cypr. Mastersianum* Rchb. f.; Gard. Chron. III 15 (1894) p. 593 fig. 74. — Ambon.

6. P. Hookerae (Rchb. f. 1863) Pfitz. — *Cypr. Hookerae* Rchb. f.; Veitch, Manual Orch. 2 (1887—94) p. 31 (excl. var.). — Nordborneo.

Var. Volonteanum Rolfe in Gard. Chron. III. 8 (1890) p. 66 sub *Cypripedio*. — Borneo.

7. P. Bullenianum (Rchb. f. 1865) Pfitz. — *Cypr. Hookerae* var. *Bullenianum* Veitch l. c. p. 32 (excl. varr. Reichenbachianis?). — Nordborneo.

8. P. virens (Rchb. f. 1863) Pfitz. — *Cypr. javanicum* var. *virens* Veitch l. c. p. 35 c. syn. — Java (oder Borneo?).

9. P. javanicum (Reinw. 1823) Pfitz. — Westjava.

10. P. amabile Hallier f. (VI. 1895). — *Cypr. Bullenianum* var. *oculatum* Rchb. f.? in Gard. Chron. II. 15 (1881) p. 563. — Westborneo.

11. P. tonsum (Rchb. f. 1883) Pfitz. — Westsumatra.

12. P. venustum (Wall. 1820) Pfitz. — *Cypr. venustum* Wall.; Morren in Belg. hort. 1 (1851) p. 179; Hook. f. l. c. p. 173. — Sikkim, Silhet und Assam.

13. P. pardinum (Rchb. f. 1869) Pfitz. — *Cypr. venustum* var. *pardinum* Gard. Chron. III. 1 (1887) p. 382 fig. 76; Veitch l. c. p. 53. — *Cypr. venustum* Hook. f. l. c. ex. p. — Brit. Indien.

****. Erythroneura.** — Vexillum intus *album* vel ad basin tantum viride, nervis ad basin viridibus, ceterum *vinoso-purpureis late* striatum; petala usque ultra dimidium basale secus marginem superum vel utrumque *verrucis paucis* atro-rubris *guttata*, longe ciliata, *nunquam* dense punctata.

14. P. barbatum (Lindl. 1841) Pfitz. — *Cypr. barbatum* Lindl.; Morren in Belg. hort. 1 (1851) p. 180. (excl. syn. Bl.); Veitch l. c. p. 12 (excl. syn. Belg. hort. et varr.); Hook. f. l. c. p. 174 (excl. synn. Belg. hort., Warn., Rchb. f.!) — Malakka und Pinang. — Weitere Bemerkungen siehe unten!

15. P. callosum (Rchb. f. 1886) Pfitz. — Siam oder Cochinchina.

16. P. Lawrenceanum (Rchb. f. 1878) Pfitz. — Nordborneo.

Var. Hyeanum Rchb. f. in Gard. Chron. II. 25 (1886) p. 680; Reichenbachia ser. II. vol. 1 (1892) p. 49 t. 23 (sub *Cypripedio*).

Drei weitere Varietäten werden genannt in Revue hort. 63 (1891) S. 534.

III. *Clinopetalum*. — Petala *lata*, *subspathulata*, breviter *acuminata*, arcu *brevi* basali *abrupte* decurvata, ceterum *stricte* deflexa, apice *non* sursum recurva, intus *alba* vel viridia, nervis densis tenuibus parallelis viridibus *lineata*, *ubique* vel apice tantum excepto *verrucis* atris saepe *ocellatis maculata*, apice purpurea (vel rarius *alba*), *toto margine* ciliis longis atris barbata; vexillum *late cordato-ovatum*, *breviter* acuminatum, undique *minute* ciliatum, intus *album*, basi nonnunquam purpureum vel viride, nervis *densis tenuibus* parallelis viridibus vel pro parte purpureis *lineatum*; saccus magnus, *subcylindricus*, purpureo-

brunneus, inferne nonnunquam pallide viridis; staminodium *hippocrepidomorphum*, superne *anguste incisum*, inferne *late sinuatum* et cuspidibus 2 *acutis* armatum, in sinu inter cuspides 1—5-*dentatum*.

17. P. Argus (Rchb. f. 1873) Pfitz. — *Cypr. Pitcherianum* Manda in Gard. Chron. III. 3 (1888) p. 42. — Luzon.

Var. Moensianum. — *Cypr. Moensianum* Lindenia t. 129; Gard. Chron. l. c. p. 561. — *Cypr. Argus* var. *Moensii* Veitch l. c. p. 11. — Philippinen.

18. P. ciliolare (Rchb. f. 1882) Pfitz. — Philippinen. — *Cypr. Miteauanum* Lindenia t. 146; Gard. Chron. III. 4 (1888) p. 326 ist angeblich eine Varietät dieser Art.

19. P. superbiens (Rchb. f. 1855) Pfitz. — *Cypr. superbiens* Rchb. f.; Gard. Chron. III. 2 (1887) p. 157 fig. 37, 8 (1890) p. 689 fig. 134; Lindenia t. 261; Hook. f. l. c. p. 173. — Malakka.

IV. *Drepanopetalum*. — Petala *lanceolata*, *acuta*, plerumque arcu *longo leni falcato-decurvata*, intus *viridia* vel *purpurea*, plerumque nervis densis longitudinalibus *lineata*; vexillum et petala undique *aequaliter* et *conspicue* ciliata (an in speciebus omnibus?); vexillum *ovato-triangulare*, *longe* acuminatum, intus *album* vel ad basin viride, nervis parallelis viridibus vel purpureis plerumque *late striatum*; sepalum inferum calceolo multo *brevius*, angustum; saccus plerumque *subconicus*, marginibus recurvis; staminodium *raro* semi-lunatum, superne anguste incisum, inferne late sinuatum, plerumque superne *integrum*, inferne *retusum* et medio *tridentatum*.

20. P. purpuratum (Lindl. 1837) Pfitz. — *Cypr. purpuratum* Lindl.; Morren l. c. p. 180; Miq., Fl. Ind. Bat. 3 p. 737 (excl. syn. Wight et distr. geogr.). — Hongkong.

? 21. P. Curtisii (Rchb. f. 1883) Pfitz. — *Cypr. Curtisii* Rchb. f.; Gard. Chron. III. 7 (1890) p. 557 fig. 90, 16 (1894) p. 212. — Westsumatra.

? 22. P. nigritum (Rchb. f. 1882) Pfitz. — *Cypr. nigritum* Rchb. f. in Gard. Chron. II. 18 (1882) p. 102. — Borneo.

23. P. Burbidgei (Rchb. f. 1881) Pfitz. — *Cypr.*

Dayanum Veitch l. c. p. 21 pro parte. — Nordostborneo, Kinabalu.

24. P. Petri (Rchb. f. 1880) Pfitz. — *Cypr. Petri* Rchb. f. in Gard. Chron. II. 13 (1880) p. 680, III. 1 (1887) p. 577 fig. 110; Wiener Illustr. Gartenz. (VI. 1894) cum tab. — *Cypr. Dayanum* Veitch l. c. pro parte. — Kinabalu.

25. P. Dayanum (Rchb. f. 1862) Pfitz. — *Cypr. Dayanum* Rchb. f.; Veitch l. c. (excl. synn. *C. Petri* et *Burbidgei*). — Kinabalu.

β. **Viridia**. Pfitz. — Folia plerumque *longe* et *anguste loriformia*, *raro* breviora et latiora, supra plerumque *laete viridia*, *concoloria*, *raro* maculis longitudinalibus nigrescentibus *irregulariter* picta, *nunquam* regulariter tesselata; labelli unguis margines involuti *concolores* vel *minute* et *dense punctati*, verrucis conspicuis *destituti*.

†. **Eremantha** Pfitz. — Scapus 1—2-*florus*. — Brit. Indien.

V. *Thiopetalum*. — Vexillum et petala colore *aequalia*, forma *similia*, *oblonga*, *obtusa*, apice incurva, utrinque *saturate lutea*, *vittae latae atrae* intermediae ornamento praedita, prope basin *nigro-punctata*; saccus *saturate luteus*; staminodium superne bilobum, inferne *denticulo* intermedio interiecto *anguste* sinuatum.

26. P. Druryi (Bedd. 1874) Pfitz. — *Cypr. Druryi* Bedd.; Hook. f. l. c. p. 172. — Travancore.

VI. *Ceratopetalum*. — Sepala et petala colore *similia*, forma *diversa*, *alba*, nervis parallelis *purpureis striata*, *dense ciliata*; vexillum et petala marginibus *valde undulata*; vexillum *cordato-ovatum*, apice *emarginato recurvum*, marginibus infra apicem *involutis*; sepalum inferum *multo minus*, *lanceolato-ovatum*; petala oblongo-ligulata, *sigmatoidea*, basi arcu brevi *abrupte deflexa*, apice sursum valde *recurva*; saccus *Calceolariam* imitans, postice *non* abrupte ex ungue ascendens; staminodium superne bilobum, lobis *revolutis*, inferne *lunato*-sinuatum, *proboscide* intermedia armatum.

27. P. Fairieanum (Lindl. 1857) Pfitz. — *Cypr. Fairieanum* Lindl.; Sieb., Fl. des Jardins 5 (1862) t. 1; Hook. f. l. c. p. 173. — Assam.

VII. *Cymatopetalum.* — Petala et vexilli basis intus *eodem colore*, *viridia*, dense *rubro-punctata*; vexillum *cucullatum*, marginibus ad basin *valde reflexis*, apice *procurvo* plicato *inflexum*, praeter basin *album*, nervo intermedio *purpureo striatum*; petala *lanceolata*, *acuta*, arcu *leni* deorsum *procurva*, marginibus *valde undulatis*, nervo intermedio *rubro*; staminodium *lilacinum*, *albo-marginatum*, inferne *subintegrum*, superne lobis valde *revolutis* bifidum.

28. P. Spicerianum (Rchb. f. 1880) Pfitz. — *Cypr. Spicerianum* Rchb. f.; Hook. f. l. c. p. 172. — Assam.

VIII. *Stictopetalum.* — Petala *transverse distantia*, *subspathulata*, longa, apice *rotundata*, marginibus *undulata*, intus dimidio basali *viridia*, dense *purpureo-punctata*, dimidio distali *purpureo-violacea*; vexillum ovatum, marginibus grosse *undulatis*, *ima basi tantum* reflexis, apice *parum* incurvis, intus *viride*, *atro-purpureo-punctatum*; staminodium *quadrangulum*, *viride*.

29. P. hirsutissimum (Lindl. 1857) Pfitz. — *Cypr. hirsutissimum* Lindl.; Hook. f. l. c. p. 171 c. synn. — Assam.

IX. *Neuropetalum.* — Petala latius angustiusve *spathulata*, *obtusa* vel *acutiuscula*, *transverse* distantia vel *modice* deflexa, arcu *leni procurva*, marginibus *modice* undulatis, intus *flavo-viridia* vel *flavo-brunnea*, nervis purpureo-brunneis longitudinalibus et oblique transversis *reticulata*, ad basin barbata; vexillum ascendens, arcu leni *procurvum*, apice acutiusculum vel saepius unda duplice valde *involutum*, marginibus albis, inferne plerumque *valde revolutis*, ceterum varie coloratum; sepalum inferum *magnum*, saccum plerumque *adaequans* vel *superans*; labellum flavo-viride vel flavo-brunneum, antice profunde sinuatum, lobis posticis rotundatis; staminodium *oblongum subquadrangulum* vel superne *sinuatum* vel *suborbiculare*, *cornu centrali* armatum.

30. P. villosum (Lindl. 1854) Pfitz. — *Cypr. villosum* Lindl.; Gard. Chron. III. 8 (1890) p. 689 fig. 133; Veitch l. c. p. 54 (excl. var.); Hook. f. l. c. p. 171 (excl. *C. Boxalli*). — Moulmein.

31. P. Boxalli (Rchb. f. 1877) Pfitz. — *Cypr.*

villosum var. *Boxalli* Veitch l. c. p. 54 c. synn. — Moulmein.

Var. atrata Pfitz. in Engl. Prantl, Nat. Pfl. 2. 6 (1889) p. 83 fig. 84. — *Cypr. Boxallii* var. *atrata* Gard. Chron. III. 1 (1887) p. 210 fig. 47; Reichenbachia ser. II. vol. 1 (1892) p. 17 t. 8.

Diese Art hält die Mitte zwischen der vorhergehenden und der folgenden und ist offenbar nur durch einen Schreib- oder Druckfehler in Pfitzer's Übersicht unter die Tesselata geraten.

Als natürlicher Bastard, welcher angeblich die Mitte hält zwischen *P. Boxalli* und *P. hirsutissimum*, schliesst sich hier an *P. dilectum* (Rchb. f. in Gard. Chron. III. 3 (1888) p. 330) Pfitz., bei Pfitzer ebenfalls irrtümlich unter den Tesselaten aufgeführt.

32. P. insigne (Wall. 1824) Pfitz. — *Cypr. insigne* Wall.; Morren in Belg. hort. 1 (1851) p. 181; Gard. Chron. III. 3 (1888) p. 560 cum icone, 8 (1890) p. 689 fig. 135; Hook. f. l. c. p. 172. — Silhet.

Var. exul Ridley in Gard. Chron. III. 10 (1891) p. 94 (sub *Cypripedio*). — Siam.

33. P. Charlesworthii (Rolfe 1893) Pfitz. — *Cypr. Charlesworthii* Rolfe in Bot. mag. III. 51 (1895) t. 7416 c. synn.; The Garden (13 IV. 1895) p. 252 t. 1009; Orchid Album t. 508; Gard. Chron. III. 17 (1895) p. 738 et 790; Kew bull. 103 (VII. 1895) p. 156. — Oberburma.

Wie Rolfe und Kränzlin dazu kommen, *P. Charlesworthii* in die nächste Verwandtschaft von *P. Spicerianum* zu stellen, ist mir unverständlich. Schon in Gard. Chron. III. 14 (1893) p. 406 wird auf seine mancherlei Anklänge an *P. insigne* hingewiesen, und vor Allem weisen Form, Farbe und Behaarung der Petala und des unteren Sepalums, Form und Farbe des Schuhes, Form und Grösse der Fahne und das Horn mitten auf dem Staminodium unzweideutig auf die Sektion *Neuropetalum* hin. Von Pfitzer, offenbar wegen der oberseits längsgestreiften Blätter, irrtümlich zu den Tesselaten gebracht!

††. **Polyantha** Pfitz. — Scapus 2—∞-*florus*. — Moulmein und malaiisch-papuanisches Inselmeer.

X. *Pardalopetalum*. — Scapus 2—6-*florus*; bracteae

acutae; petala longe *spathulata*, subloriformia, e basi angusta sensim valde *dilatata*, arcu longo leni valde *deflexa*, apice plerumque *contorta*, dimidio basali lineari, intus viridi vel luteo, *maculis magnis* brunneis vel fuscis plerumque distichis ornato, dimidio distali *spathulato*, purpureo; vexillum *cucullatum*, arcu leni *procurvum*, marginibus prope basin reflexis, intus inferne demum luteo-viride; staminodium *obcordatum*, superne *cuspidatum*, lobis inferis *cochleato-incurvis*, plerumque *cuspide* longo intermedio separatis.

34. P. Haynaldianum (Rchb. f. 1874) Pfitz. — Manila.

35. P. Lowii (Lindl. 1847) Pfitz. — *Cypr. Lowii* Lindl.; Belg. hort. 1 (1851) p. 182; Miq., Fl. Ind. Bat. 3 p. 738; Gard. Chron. III. 8 (1890) p. 728 fig. 144; Veitch l. c. p. 38. — Folia *lata*, superne *saturate* viridia, *concoloria*; planta sterilis *Colchico autumnali* fere similis. — Sarawak.

Var. cruciformis (Zoll. et Morr. 1854). — *Cypr. cruciforme* Zoll. et Morr.; Miq. l. c. p. 737. — Planta *gracilior*; folia multo *angustiora*, *loriformia*, *pallidiora*, superne *laete* viridia, concoloria vel saepius obscure *marmorata*. — Westjava.

Als Bastard zwischen *P. Lowii* und einer Art aus der Sektion *Sigmatopetalum* schliesst sich offenbar *Cypr. Wolterianum* Kränzl. in Gard. Chron. III. 17 (1895) p. 166 hier an. Da jedoch die Herkunft desselben absichtlich geheim gehalten wird, so lassen sich leider in der Frage nach dem zweiten der Stammeltern keine näheren Anhaltspunkte gewinnen.

XI. *Streptopetalum*. — Scapus 3—7-*florus*; bracteae *acutae*; petala *loriformia*, *pendula*, prope basin intus viridia vel lutea et secus marginem utrumque serie una *verrucarum* prominentium *ciliatarum fimbriato-undulata*, praeter basin torsionibus *multis* spiraliter *contorta*, purpurea; sepala forma et colore *subaequalia*, *ovata*, acumine involuto terminata, intus albida vel luteola, nervis purpureo-brunneis vel viridibus *striata*; saccus *angustus*, *longus*, *parvus*, luteus vel viridis, nervis brunneis striatus, *non* punctatus; unguis margines *concolores*; stamino-

dium *oblongum*, inferne bifidum, luteolum, ad margines *barbatum*.

36. P. Parishii (Rchb. f. 1869) Pfitz. — *Cypr. Parishii* Rchb. f.; Hook. f. l. c. p. 174. — Moulmein und Shan-Staaten (R. Moore in Gard. Chron. III. 17 (1895) p. 790).

37. P. glanduliferum (Bl. 1848) Pfitz. — Neuguinea.

38. P. praestans (Rchb. f. 18. XII. 1886) Pfitz. — *Cypr. praestans* Rchb. f. in Gard. Chron. II. 26 (1886) p. 776, III. 2 (1887) p. 243 et 814 fig. 155; Lindenia t. 202. — *Cypr. Gardineri* Guillem., The Cruise of the Marchesa to Kamtschatka and New-Guinea 2 (VII—XII. 1886) p. 309?; Gard. Chron. III. 1 (1887) p. 383, 2 (1887) p. 243? — *P. Gardineri* Pfitz.? — *Cypr. neo-guineense* Linden in Gard. Chron. III. 3 (1888) p. 505? — *Cypr. praestans* var. *Kimballianum* Lindenia 6 t. 249; Gard. Chron. III. 18 (1895) p. 154 et 265? — Non *Cypr. Kimballianum* Sander! — Neuguinea; Jobie-Insel in der Geelvinksbai bei Neuguinea (Guillemard)?

39. P. philippinense (Rchb. f. 1862) Pfitz. — *Cypr. philippinense* Rchb. f.; Lindenia t. 404. — *P. laevigatum* (Batem.) Pfitz. in Engl. Prantl, Nat. Pfl. 2. 6 (1889) p. 84. — Philippinen.

40. P. Roebbelenii (Rchb. f. 1883) Pfitz. — Philippinen.

XII. *Mastigopetalum*. — Scapus 1—5-*florus*; bracteae *acutae*; petala *loriformia*, plerumque *pendula*, marginibus prope basin demum *regulariter* et conspicue ciliata, *non* verrucis prominentibus fimbriato-undulata, intus *ubique* vel praeter apicem tantum maculata et praeterea plerumque longitudinaliter *striata*, apice torsionibus *paucis* contorta; sepala forma et colore *subaequalia*, *ovata*, apice plicata, plerumque acuta, intus alba vel lutea vel luteo-viridia, late longitudinaliter lilacino- vel brunneo-*striata*; labellum colore vario, ceterum sicut in sect. XI.; staminodium sicut in sect. XI. vel inferne angustatum, rostriforme, integrum.

41. P. Stonei (Hook. f. 1862) Pfitz. — Sarawak.

Var. platytaenium Rchb. f. (1867); Orchid Album 11 pars 124; Gard. Chron. III. 7 (1890) p. 548 fig. 86,

16 (1894) p. 246, 17 (1895) p. 645 fig. 91 (sub *Cypripedio*). — Sarawak.

Nach N. E. Brown in Gard. Chron. III. 7 (1890) p. 235 ist *P. Stonei* möglicherweise einer der beiden Stammeltern der Bastarde *Cypr. plunerum* Rchb. f. und *C. doliare* Rchb. f.

42. P. Sanderianum (Rchb. f. 1886) Pfitz. — Sunda-Inseln. Genauerer Standort geheim gehalten.

43. P. Elliottianum (O'Brien 1888) Pfitz. — *Cypr. Elliottianum* O'Brien; Orchid Album t. 397. — Philippinen.

44. P. Rothschildianum (Rchb. f. 1887) Pfitz. — *Cypr. Rothschildianum* Rchb. f.; Bot. mag. 116 (1890) t. 7102; Gartenfl. 39 (1890) p. 313; Gard. Chron. III. 10 (1891) p. 14 fig. 3, Veitch l. c. p. 45 (excl. syn. Linden). — Nach Gard. Chron. III. 18 (1895) S. 154 u. 266 aus Borneo!

Als angeblicher Bastard zwischen *P. Rothschildianum* und *P. Dayanum* gehört hierher *Cypr. Kimballianum* Sander in Gard. Chron. III. 17 (1895) p. 800 fig. 125, 18 (1895) p. 154, 265, 292.

XIII. *Cochlopetalum.* — Scapus 12—20-*florus*; bracteae spathulatae, *retusae*; petala *lineari-lanceolata*, *transverse* distantia, spiraliter *contorta*; perigonii folia *omnia* dense maculata; sepala forma et colore *subaequalia*, lata, *suborbicularia*, *breviter* acuminata, intus nervis 6 maculatis *striata*; saccus *magnus*, *brevis urceolaris*, marginibus reflexis; staminodium late *cordatum*.

45. P. Chamberlainianum (O'Brien 1892) Pfitz. — *Cypr. Chamberlainianum* O'Brien in Gard. Chron. III. 11 (1892) p. 234 fig. 34. — Neuguinea.

B. **PHRAGMOPEDILUM** Pfitz. — *Selenipedium* Rchb. f. ex p. — Capsula *trilocularis*. — Neogaea.

XIV. *Himantopetalum.* — Petala *oblongo-linearia* vel *loriformia*; sepala *ovato-lanceolata*, inferum supero multo *maius* vel demum *latius*; staminodium transverse oblongum vel rhombeum, ad margines 2 posticos barbatum.

*. Inter calceolum eiusque unguem utrinque *lobus* obtusus est *interpositus*.

46. P. Boissierianum (Rchb. f. 1854) Pfitz. — Peru.

47. P. reticulatum (Rchb. f. 1874) Pfitz. — Ecuador.

48. P. Czerwiakowianum (Rchb. f. 1854) Pfitz. — *Selenipedium Czerwiakowianum* Rchb. f. in Bonpl. 2 (1854) p. 116. — *Cypr. Czerwiakowianum* Rchb. f. in Gard. Chron. II. 18 (1882) p. 520. — Peru.

49. P. longifolium (Rchb. f. 1852) Pfitz. in Engl. Prantl, Nat. Pfl. 2. 6 (1889) p. 82 fig. 83 D. — *Cypr. longifolium* Rchb. f.; Rolfe in Gard. Chron. III. 8 (1890) p. 728 fig. 143; Veitch l. c. p. 65 c. varr. — Chiriqui (Warszewicz, Endres).

Var. dariense (Rchb. f.). — *Selenip. Hartwegii* Rchb. f. in Seem., Bot. Herald (1857) p. 215 t. 44, non loco alio. — *Sel. dariense* Rchb. f. — *Cypr. dariense* Rchb. f. in Gard. Chron. II. 9 (1878) p. 202. — *Cypr. longifolium* var. *Hincksianum* (Rchb. f. 1878) Veitch l. c. p. 66. — *P. Hincksianum* Pfitz. — Panama (Seemann, Wallis).

Var. Roezlii (Rchb. f. 1871). — *Cypr. longifolium* var. *Hartwegii* Veitch l. c. p. 65 ex. p. — *P. Roezlii* Pfitz. — Columbien (Roezl).

Var. Hartwegii (Rchb. f. 1852). — *Cypr. caudatum* Lindl. in Paxt., Fl. Gard. 1 (1850) p. 40 ic. xyl., non loco alio; Veitch l. c. p. 60 quoad pl. Hartw. tantum. — *Cypr. longifolium* var. *Hartwegii* Veitch l. c. p. 65 ex. p. — *P. Hartwegii* Pfitz. — Ecuador (Hartweg).

50. P. vittatum (Vell. 1827) Pfitz. — Brasilien, Prov. Rio de Janeiro.

**. Calceolus urceolatus, *Calceolariam* imitans, *sensim* in unguem angustatus, *non* lobis 2 posticis ab eo separatus.

51. P. caudatum (Lindl. 1840) Pfitz. — *Cypr. caudatum* Lindl., Gen. et sp. Orch. (1840) p. 531 (non Paxt., Fl. Gard.); Hook., Ic. 7 (1844) t. 658—659; Morren in Belg. hort. 1 (1851) p. 182 (excl. syn. Paxt.); Rchb. f. in Bot. Zeit. 10 (1852) p. 691; Veitch l. c. p. 60 (excl. synn. complur. et pl. Hartw.!). — *Sel. caudatum* Rchb. f. in Bonpl. 2 (1854) p. 116, Xen. Orch. 1 (1858) p. 3. — *Cypr. Humboldti* Warsz. in Bot. Zeit. 10 p. 691. — *Sel. caudatum* var. *roseum* Illustr. hort.

33 (1886) t. 596. — *Cypr. caudatum* var. *Warszewiczii* Veitch l. c. p. 61 (excl. synn. Rchb.). — Peru (Ruiz, Lobb, Davis); Chiriqui (Warszewicz! nach Rchb. f. in Bot. Zeit. 10 Spalte 691).

Var. Lindenii (Lindl. 1846) Veitch l. c. sub *Cypripedio* (c. synn.). — Columbien (Linden, Wagner, Roezl, Schlim).

Var. Wallisii (Rchb. f. 1874) Veitch l. c. p. 61 sub *Cypripedio* (c. syn.). *Cypr. Wallisii* Lindenia t. 131. — *P. Wallisii* Pfitz. — Peru (Davis); Ecuador (Wallis).

Var. *Warszewiczianum* (Rchb. f. 1852). — *Cypr. caudatum* Lindl. in Paxt., Fl. Gard. 1 (1850) p. 37 t. 9, non loco alio; van Houtte in Fl. des serr. 6 (1851) p. 99—101 t. 566 c. ic. xyl. („copied from Paxt. Fl. Gard." Veitch!); Veitch l. c. p. 60 ex p. c. tab. xyl. — *Cypr. Warszewiczianum* Rchb. f. in Bot. Zeit. 10 (1852) p. 692 et 765. — *Sel. Warszewiczianum* Rchb. f. in Bonpl. 2 (1854) p. 116, Xen. Orch. 1 (1858) p. 3. — *Cypr. caudatum* var. *Warszewiczii* Veitch l. c. p. 61 quoad synn. Rchb. tantum. — *P. Warszewiczii* Pfitz. — Columbien (Linden); Ecuador (Pearce)?

Die Begründung der hier vorgenommenen Veränderungen der Synonymie folgt weiter unten.

52. P. caricinum (Lindl. 1850) Pfitz. — Bolivia.

53. P. Klotzschianum (Rchb. f. 1849) Pfitz. — *Cypr. Klotzschianum* Rchb. f.; Bot. mag. 117 (1891) t. 7178; Gard. Chron. III 15 (1894) p. 625 fig. 78. — Brit. Guiana.

54. P. Lindleyanum (Schomb. 1848) Pfitz. — *Cypr. Lindleyanum* Schomb.; Morren in Belg. hort. 1 (1851) p. 181. — Brit. Guiana.

55. P. Sargentianum (1894). — *Cypr. Sargentianum* Sander in Gard. Chron. III. 15 (1894) p. 781 fig. 100. — Brasilien, Prov. Pernambuco.

XV. *Micropetalum.* — Petala *brevia*, sepalis forma, magnitudine, colore *similia*, *ovata*, *obtusa*, *alba*; saccus *subglobosus*, *Calceolariam* imitans, ad os demum *purpureus*.

56. P. Schlimii (Rchb. f. 1854) Pfitz. — Columbien.

Vellozo's Abbildungen von *P.? cothurnum* (Vell. 1827) Pfitz., *P.? epidendricum* (Vell.) Pfitz. und *P.? Socco* (Vell.) Pfitz. hat Pfitzer offenbar nicht gesehen; sonst könnte es ihm wohl nicht entgangen sein, dass diese drei Arten nicht nur nicht zu *Paphiopedilum*, sondern überhaupt nicht zu den Cypripedien gehören. Alle drei sind Epiphyten mit Scheinknollen, die einen Schopf vielnerviger, an *Plocoglottis* erinnernder Blätter tragen, während der blattlose, nur mit kurzen Scheiden besetzte Blütenstiel aus dem Grunde der Scheinknollen entspringt. Die Sepala sind bei allen drei Arten unter einander frei, und *Cypr. cothurnum* Vell., welches durch sein sackartiges Labellum allerdings etwas an die Cypripedien erinnert, besitzt eine einfächerige Frucht. Schon Reichenbach wies in Bot. Zeit. 10 (1852) Spalte 691 darauf hin, dass diese drei Arten zur Gattung *Catasetum* gehören.

P.? paulistanum (Rodr.) Pfitz. ist mir unbekannt.

Zum Schlusse mögen hier noch einige umfangreichere Bemerkungen über einzelne Arten Platz finden, welche in der obigen Übersicht nicht gut eingeschaltet werden konnten, ohne dass dadurch deren Klarheit sehr beeinträchtigt worden wäre.

14. P. barbatum Pfitz.

Die in der Litteratur sich findende irrtümliche Angabe, dass *P. barbatum* auch auf Java vorkomme, rührt offenbar von Morren her, welcher in Belg. hort. 1 (1851) S. 180 *Cypr. javanicum* Bl. als Synonym unter *C. barbatum* Lindl. aufführt. In Miquel's Fl. Ind. Bat. 3 (1855) S. 737—739 ist übrigens bei der Hälfte der aufgeführten Cypripedien, nämlich bei *C. purpuratum*, *barbatum*, *venustum*, *villosum* und *hirsutissimum*, die geographische Verbreitung falsch angegeben.

C. siamense Rolfe in Gard. Chron. III. 7 (1890) p. 161, Gartenfl. 39 (1890) p. 257 scheint nur eine Abart des *P. barbatum* zu sein, und auch *P. callosum* lässt sich von ihm nur schwer als eigene Art absondern.

In Veitch's Handbuch werden ferner als Varietäten von *C. barbatum* aufgeführt: *C. Crossii* Belg. hort. (1865), *C. barbatum*

Warnerianum (1870) und *C. orbum* Rchb. f. (1887); offenbar sind dies aber alles keine blossen Varietäten, sondern Bastarde, und zwar scheint *C. barbatum Warnerianum* nichts Anderes zu sein, als *C. vexillarium* Rchb. f. (1870). Nach Gardener's Chronicle III. 1 (1887) S. 456 Fig. 87 sind zwar bei letzterem die Petala gegen den Blütenstiel hin einwärts gekrümmt, wie die Hände eines zum Stillstehen kommandierten Soldaten; Veitch selbst, bei welchem *C. vexillarium* gezüchtet worden ist, giebt jedoch in seinem Handbuch eine Abbildung desselben, in welcher die Petala genau ebenso wie bei *C. barbatum* var. *Warnerianum* Belg. hort. 33 (1883) p. 97 t. 7 [1]) nach auswärts gebogen sind und auch alles Übrige vollständig mit *C. barbatum Warnerianum* übereinstimmt. Von *P. Fairieanum* besitzt das letztere Gestalt, Färbung und Nervierung der Flügel und der Fahne und den Fortsatz des Staminodiums, und von *P. barbatum* die grüne Färbung innen am Grunde der Fahne und im oberen basalen Viertel der Flügel, sowie Farbe und Skulptur des Staminodiums. Die Blätter halten mit ihrer schwach ausgeprägten Marmorierung zwischen beiden Stammeltern die Mitte.

Auch *C. Crossii* ist offenbar keine blosse Abart von *P. barbatum*, sondern ein Bastard, und beim Suchen nach den Stammeltern weisen uns die dichte, feine, grüne Parallelnervierung der Flügel und der Fahne und die breiten, schräg abwärts gerichteten Flügel auf die Sektion *Clinopetalum* hin, von deren drei Arten im Geburtsjahr des *C. Crossii* nur erst *P. superbiens* bekannt war und also allein in Betracht kommen kann. Andererseits aber scheinen die innen in ihrer oberen Hälfte grünen und am Rande mit einer Reihe von Warzen ausgestatteten, an der Spitze aber roten Flügel auf einen Ursprung von *P. barbatum* hinzudeuten, und hierdurch würde sich dann leicht die Ähnlichkeit mit *C. barbatum Warnerianum* erklären, welche Veitch zu der irrtümlichen Vereinigung beider verleitet hat. Am eigentümlichsten ist die Fahne, welche in ihrem unteren Teile durch die weisse Grundfarbe und die dichten, feinen, grünen Nerven

---

1) Bei Veitch fälschlich unter der Hauptform von *C. barbatum* aufgeführt!

an *P. superbiens*, im oberen Teile jedoch durch die weisse Grundfarbe mit rotem Querband und weniger dichten, breiten, purpurnen Nerven an *P. barbatum* erinnert, ebenso wie auch die Flügel in ihrer oberen Hälfte die grüne Grundfarbe von *P. barbatum*, in der unteren jedoch die weisse von *P. superbiens* überkommen haben. Die Grundfarbe der Blätter ist, wie bei beiden Stammeltern, hellgrün, mit dunkelgrünen, unzusammenhängenden Flecken. Durch ihre stark zurückgerollten Seitenränder erinnert die Fahne etwas an *P. purpuratum*; die stumpfe Spitze derselben aber liesse sich durch Kreuzung von *P. superbiens* und *P. purpuratum*, welche beide eine zugespitzte Fahne besitzen, wohl kaum erklären.

C. orbum Rchb. f. wurde bereits von Reichenbach selbst als ein Bastard unbekannter Herkunft erkannt, und da schliesslich *C. barbatum* var. *Obrienii* nach Veitch dem *C. Crossii* ähnlich ist, so ist es wohl ohne Zweifel ebenfalls ein Bastard.

51. P. caudatum Pfitz.

In der Geschichte und Synonymie von *P. longifolium*, *P. caudatum* und ihren Abarten herrscht eine geradezu unglaubliche Verwirrung, die teils durch Lindley, zum grössten Teile aber durch Veitch angerichtet worden ist und von Rolfe in Gard. Chron. III. 8 (1890) S. 729 nur erst in Bezug auf *P. longifolium* beseitigt wurde.

Die Hauptform von *P. caudatum* wurde zuerst von Lindley im Jahre 1840 nach einer aus dem Herbar von Ruiz und Pavon in Lima stammenden Pflanze und vier Jahre später in Hooker's Icones nach einer von Lobb in Peru gesammelten Pflanze beschrieben. Auch die von Warszewicz auf dem Chiriqui in Costa Rica gesammelte und als *C. Humboldti* benannte Pflanze, welche von Veitch fälschlich unter *C. Warszewiczianum* erwähnt wird, ist, wie Reichenbach in Bot. Zeit. 10 (1852) Spalte 691 ausdrücklich hervorhebt, genau dieselbe, wie die in Hook. Ic. vorliegende und die von Ruiz gesammelte; sie gehört also zur Hauptform von *P. caudatum*.

Inzwischen hatte nun Lindley in Paxton's Flower Garden 1 (1850) S. 37 Taf. 9 unter dem Namen *C. caudatum* Lindl.

Mo. Bot. Garden
1897.

eine Pflanze abgebildet, die sich nach Reichenbach a. a. O. vom echten *C. caudatum* durch ein „staminodium transversum bilobum" unterscheidet, während die Abbildung in Hook. Ic. dasselbe Organ deutlich dreilappig zeigt. Infolge dessen trennte er das *C. caudatum* Lindl. in Paxt. Fl. Gard. 1 t. 9 vom echten als *C. Warszewiczianum* Rchb. f. ab. Mit dem Sammler Warszewicz steht also das letztere eigentlich in gar keiner Beziehung, und noch a. a. O. Spalte 765 sagt Reichenbach, dass ihm über die Herkunft desselben nichts Sicheres bekannt sei.

In der Diagnose von *C. Warszewiczianum* sagt Reichenbach freilich, dass dieses wahrscheinlich das in „marshy places" wachsende *C. caudatum* sei, doch trennt er noch im selben Jahrgang der Bot. Zeit. das letztere als *C. Hartwegii* von *C. Warszewiczianum* ab. Nach Rolfe a. a. O. ist nun dieses *C. Hartwegii* dieselbe Pflanze, wie diejenige, welche Lindley in Paxt. Flow. Gard. 1 p. 40 durch einen Holzschnitt abbildet und welche von Hartweg 1862 „on the eastern slopes of the Andes of Ecuador, in wet marshy places near the hamlet of Nanegal, in the province of Quito, at about 4000 feet elevation" gesammelt wurde. Demnach hat Lindley nach einander drei verschiedene Formen mit demselben Namen *C. caudatum* bezeichnet. Von Veitch ist jedoch dieser Lindley'sche Irrtum nicht wahrgenommen worden, und wir finden daher in seinem Handbuch ein und dieselbe von Hartweg gesammelte Pflanze zweimal erwähnt, einmal richtig unter *C. longifolium* var. *Hartwegii* mit der Standortsangabe „eastern slopes of the Andes of Ecuador, near Quito, at 4000 feet elevation", und einmal irrtümlich unter *C. caudatum* mit der Angabe „wet marshy places near the hamlet of Nanegal, in the province of Quito."

Zu diesem von Lindley herrührenden Irrtum fügt nun Veitch, wie oben bereits angedeutet wurde, einen neuen hinzu, indem er die von Reichenbach auf die verschiedene Gestalt des Staminodiums gegründete Unterscheidung des *C. caudatum* Lindl. (1840) und des *C. Warszewiczianum* Rchb. f. gar nicht berücksichtigt und stattdessen unter Einführung von völlig neuen Unterscheidungsmerkmalen die von Warszewicz auf dem Chi-

riqui gesammelte Pflanze, welche nach Reichenbach zum zuerst beschriebenen *C. caudatum* Lindl. gehört, fälschlich als *C. Warszewiczianum* Rchb. f. bezeichnet. Ausser diesem letzteren führt er nun unter seiner var. *Warszewiczii* auch noch *C. caudatum roseum* Rev. hort. 1867 p. 133 auf. Da mir dieser Jahrgang der Rev. hort. nicht zugänglich ist, so ist es mir leider nicht möglich, über die Herkunft dieser Pflanze sicheren Aufschluss zu gewinnen. Nach der Abbildung in Illustr. Hort. 33 (1886) t. 696 besitzt sie jedoch ein deutlich dreilappiges Staminodium und gehört also nach Reichenbach's Unterscheidung ebenfalls zur Hauptform von *P. caudatum*. Allerdings kommt in dieser Abbildung die nach Reichenbach a. a. O. Spalte 691 bei dem echten *C. caudatum* sich findende purpurne Tüpfelung des Schuhes nicht zur Darstellung, doch sagen uns in Linden's Beschreibung die Worte „maculis nunc grossis nunc parvis atropurpureis", dass sich auch hierin die var. *roseum* von der Hauptform nicht unterscheidet. Veitch hat also offenbar die Hauptform des *C. caudatum* mit *C. Warszewiczianum* verwechselt und die in Kultur befindlichen Exemplare des letzteren auf erstere, die der ersteren jedoch auf das letztgenannte bezogen. Es geht dies unter Anderem auch daraus unzweifelhaft hervor, dass die in Veitch's Handbuch abgebildete, schlechthin als *C. caudatum* bezeichnete Pflanze in der Form des Staminodiums und der Sepala vollständig übereinstimmt mit der angeblich von Paxt. Flow. Gard. 1 Taf. 9 kopierten Abbildung in Flore des serr. 6 (1851) Taf. 566 und also zu *C. Warszewiczianum* Rchb. f. gehört.

Woher stammen nun die in Kultur befindlichen Exemplare der beiden in Rede stehenden Formen? — In Hooker's Icones findet sich die Angabe, dass die lebenden Pflanzen, welche Lobb für das Haus Veitch in den Anden von Peru gesammelt hatte, schon während der Rückreise auf Jamaica sämmtlich zu Grunde gingen. Im Gegensatz hierzu wird jedoch sowohl in Illustr. hort. 33 S. 77 wie auch in Veitch's Handbuch angegeben, dass Lobb der Erste war, welcher die Pflanze lebend in Europa eingeführt hat. Diese Lobb'sche Pflanze gehört aber,

wie wir oben gesehen haben, zum echten *C. caudatum* Lindl, und ebenso also wohl auch diejenige, welche später am gleichen Standorte von Davis gesammelt wurde. Der Abbildung in Fl. des serr. 6 (1851) Taf. 566 hingegen lag eine von Linden in Columbien gesammelte und zuerst bei Mrs. Lawrence zur Blüte gelangte Pflanze zu Grunde, und da nach Veitch diese Abbildung aus Paxt. Fl. Gard. 1 Taf. 9 kopiert ist, so gelangen wir zu dem Schlusse, dass *C. Warszewiczianum* aus Columbien stammt. Da die übrigen von Veitch unter der Hauptform von *C. caudatum* aufgestellten Einführungen (mit Ausnahme der Hartweg'schen Pflanze) auch wirklich zu derselben gehören, so kann wohl nur die 1862 von Pearce für die Firma Veitch in den Anden von Ecuador gesammelte Pflanze als Grundlage zu dem von Veitch gegebenen Holzschnitt gedient haben, und auch diese gehört also offenbar zu *C. Warszewiczianum* Rchb. f. Aus Costa Rica brachte Warszewicz nur eine getrocknete Pflanze mit, und auch später scheinen aus Mittelamerika niemals lebende Pflanzen von *P. caudatum* in Europa eingeführt worden zu sein. Wenn also Reichenbach nach getrocknetem Material die Pflanze von Costa Rica von der peruanischen nicht zu unterscheiden vermochte, so ist es immerhin noch denkbar und sogar wahrscheinlich, dass sich, sobald eine Vergleichung lebender Pflanzen möglich sein wird, doch noch Unterschiede herausstellen werden. Es lässt sich kaum annehmen, dass ein und dieselbe Form sich an zwei so weit von einander entfernten Standorten unverändert erhalten habe und in den zwischenliegenden Gebieten durch drei verschiedene Varietäten vertreten sei.

ERKLÄRUNG DER TAFEL.

Taf. IV.

Paphiopedilum amabile Hallier f., ganze Pflanze in $^2/_3$ natürl. Grösse, nach einer Photographie von C. Lang.

LES ENDOPHYTES RADICAUX DE QUELQUES PLANTES JAVANAISES.

PAR

J. M. JANSE.

Introduction.

Divers botanistes ont signalé la présence plus ou moins constante d'un champignon dans les tissus corticaux des organes souterrains des plantes. Il a été constaté aussi que les cellules qui étaient en contact intime avec les filaments mycéliens, étaient non seulement vivantes, mais encore qu'elles ne montraient aucune anomalie et ne paraissaient nullement malades. Que peut donc signifier la présence de ce champignon? [1])

L'idée d'une symbiose entre le champignon, d'une part, et les cellules corticales des racines ou d'autres parties souterraines des plantes, d'autre part, a été émise en premier lieu, en 1877, par M. Pfeffer, dans un aperçu sur les plantes insectivores; M. Treub discutait cette même opinion dans son travail sur le développement des Lycopodes javanaises [2]). Pourtant cette idée n'acquit une base fondamentale que depuis les recherches de M. Frank.

---

1) Pour la bibliographie de cette question, voir:
A. B. Frank, Ber. d. d. botan. Gesellsch., Bd. III, V et VI.
W. Wahrlich, Bot. Zeitung, 1886, n°. 28.
A. Schlicht, Landwirthsch. Jahrb., 1889, p. 477.

2) Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, T. IV, p. 124; T. V, p. 110; T. VII, p. 147; T. VIII, p. 12.

Les travaux de M. Frank sur les „mycorhizes", ainsi qu'il appelle les racines habitées par le champignon symbiotique, sont assez connus pour qu'il soit inutile de mentionner ici en détail les résultats de ses observations et de ses expériences.

Je puis donc me borner à rappeler que M. Frank distingue deux sortes de mycorhizes différenciées par la place qu'occupe le champignon. La „mycorhize ectotrophe" a été trouvée chez plusieurs Conifères et Cupulifères, ainsi que chez le Monotropa: ici les jeunes racines sont enveloppées d'une gaîne plus ou moins épaisse de filaments mycéliens fortement serrés; ceux-ci se fraient un chemin entre les cellules épidermiques, sans jamais pénétrer à leur intérieur. La „mycorhize endotrophe" a été décrite par M. Frank pour les Orchidées, les Ericacées, les Epacridées et les Empétrées: on ne trouve à la surface de ces racines qu'un nombre assez restreint de filaments mycéliens; mais ces derniers se développent abondamment dans les cellules du tissu cortical des jeunes racines.

Les „mycorhizes endotrophes", qu'on croyait d'abord limitées aux quatre familles citées, ont été retrouvées depuis par M. Johow [1]) chez plusieurs Phanérogames saprophytes des forêts tropicales de l'Amérique méridionale et par M. Schlicht [2]) chez un grand nombre de plantes herbacées croissant spontanément en Allemagne.

Dans le cours d'une étude sur les parasites du caféier, mon attention fut attirée sur un champignon qui vit dans les racines de cette plante. Sa ressemblance avec les filaments mycéliens des „mycorhizes endotrophes" m'amena à faire une anatomique plus approfondie de ces „mycorhizes" chez quelques plantes tropicales.

Je ne me dissimule pas que le présent travail présente une large lacune. En effet, la meilleure façon d'étudier un champignon déterminé ne consiste-t-elle pas à l'isoler et à le cultiver en milieu artificiel? Mais les conditions toutes spéciales dans

---

1) Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., 1889, B. XX, p. 501.
2) l. c., pag. 494.

lesquelles vit l'endophyte considéré rendent sa culture difficile et problématique. Aussi ai-je cru utile de faire d'abord l'étude complète des rapports entre le champignon et ses multiples hôtes, dans l'espoir d'obtenir ainsi des indications sur son mode de vie. Ce sont les résultats de mes recherches qui sont consignés dans ce mémoire.

Il m'a paru préférable d'étudier principalement les plantes qui croissent dans leurs conditions naturelles; aussi ai-je pris presque tous mes matériaux dans la forêt de Tjibodas. Celle-ci appartient au Jardin botanique de Buitenzorg et est située sur les flancs du volcan Gedeh, à une altitude de 1400 à 1800 mètres.

Sa flore, comme celle de toutes les autres forêts de l'ouest de Java, est d'une richesse extraordinaire [1]). Pour en donner une idée, disons que la forêt en question renferme à peu près 250 espèces d'arbres sur une surface d'environ 280 hectares. Encore ne comptons-nous que ceux qui atteignent une hauteur de 5 à 50 mètres. Entre les arbres se trouvent une foule d'arbrisseaux plus petits, ainsi que des lianes ligneuses. Le sol est couvert lui-même de plantes herbacées diverses; sur les arbres croissent de nombreuses épiphytes, appartenant aux Phanérogames, aux Fougères, aux Mousses et aux Hépatiques.

Il était naturellement impossible d'étudier les racines de toutes ces plantes. Il est du reste probable que je n'aurais pas obtenu plus de résultats généraux qu'en étudiant un petit nombre d'espèces, choisies avec soin. Je me décidai donc à laisser complètement de coté les arbres à „mycorhizes ectotrophes". Parmi les plantes à „mycorhizes endotrophes" je me suis occupé principalement des grands arbres forestiers. En général, je n'ai étudié qu'une seule espèce dans chacune des familles représentées à Tjibodas.

C'est uniquement dans le but d'étendre mes recherches aux familles les plus diverses, que j'ai étudié aussi quelques autres plantes, prises un peu au hasard parmi les plantes herbacées, les lianes, et les épiphytes de la forêt vierge.

---

1) Voir entre autres:
A. W. Schimper, Die Gebirgswälder Java's; Forstl.-naturwiss. Zeitschrift, 1893.

J'ai dû pourtant, dans certains cas spéciaux, prendre aussi mes matériaux dans le jardin de Tjibodas, contigu à la forêt: les Conifères, qui ont été comparées au Podocarpus, et les Casuarina proviennent de ce jardin. Une petite plantation de caféiers, situées entre le jardin et la forêt, m'a fourni également du matériel: les racines d'autres caféiers, cultivés près de Buitenzorg, se sont montrées semblables à celles que j'avais prises à Tjibodas.

Dans l'exposé des résultats je commencerai par indiquer les rapports anatomiques qui existent chez les diverses espèces entre le champignon et les tissus de la racine. Les plantes sont classées suivant le système naturel d'Eichler. Je décrirai ensuite comparativement les particularités que présente le champignon endophyte, lorsqu'il habite les diverses plantes. Dans le troisième chapitre je traiterai des modifications que subit la racine infectée. Enfin le quatrième chapitre contiendra un résumé de mes observations relativement à l'endophyte; j'y ajoute quelques considérations sur le rôle que joue probablement ce champignon dans l'économie de la racine et dans la vie de la plante infectée.

Le travail présent ne contient donc qu'une étude anatomique et morphologique des deux commensaux, racine et champignon, qui constituent le composé symbiotique en question. Cette étude m'a conduit, par la comparaison avec d'autres cas analogues, à émettre une hypothèse sur la rôle physiologique que joue l'endophyte. Cette hypothèse attend toutefois une démonstration expérimentale. J'espère que les expériences que je poursuis actuellement me permettront de fournir la preuve de l'hypothèse déduite des données anatomiques.

I. Les rapports entre l'endophyte et la racine.

Cryptogamae.

Bryophyta.

Zoöpsis, (Pl. XV, fig. 1*a-d*).

Le *Zoöpsis* est une Jungermanniée acrogyne, à feuilles très réduites. Ses rhizoïdes hébergent fréquemment les filaments d'un champignon. Celui-ci se trouve aussi dans d'autres cellules, p. ex. dans les amphigastres unicellulaires, mais seulement quand elles sont, par exception, dépourvues de chlorophylle [1]).

D'habitude le filament pénètre par le sommet du rhizoïde, et détermine le renflement de la région distale (fig. 1*b*, *c*). Le filament, tout en se ramifiant, y forme une pelote souvent assez serrée, pendant que l'une de ses branches parcourt le rhizoïde dans toute sa longueur et s'y ramifie encore. Lorsque le filament entre plus bas, il se dirige tout d'abord vers le sommet du rhizoïde pour y former la pelote ordinaire. Dans ce dernier cas le rhizoïde se renfle non seulement à son sommet, mais encore au niveau de la perforation (fig. 1*a*).

A côté des filaments entortillés, on aperçoit souvent quelques sphères à contenu granuleux (fig. 1*a*). Etant donné qu'on ne les rencontre que dans les rhizoïdes infectées, il est fort vraisemblable qu'elles appartiennent à l'endophyte; toutefois l'extrême densité des tortils rend l'étude de ces sphères tellement difficile, que je ne puis pas affirmer avec certitude leur origine.

Les filaments contiennent souvent une grande quantité de globules alignés formés d'une matière très réfringente (albuminoïde?).

Diverses autres Hépatiques, prises dans la forêt citée, présentent le même endophyte.

---

1) Je dois à M. Massart d'avoir dirigé, lors de son séjour à Buitenzorg, mon attention sur la présence du champignon dans cette plante.

Equisetinae.

Equisetum.

Les radicelles très poilues d'une espèce d'*Equisetum*, croissant dans une clairière de la forêt de Tjibodas, paraissent ne pas héberger d'endophyte. Du moins je n'ai pas réussi à l'y trouver.

M. Sadebeck [1]) a décrit un *Pythium*, vivant dans les prothalles d'*Equisetum*. Ce champignon les faisait mourir; il doit être regardé comme un vrai parasite, et non comme un endophyte.

Lycopodinae.

Lycopodium, (Pl. XIV, fig. 9).

Dans les travaux déjà mentionné de M. Treub sur le développement des Lycopodes javanaises, cet auteur parle aussi de l'endophyte qui habite régulièrement les prothalles et les tubercules de quelques-unes de ces espèces.

Ainsi on trouve chez le *L. cernuum* que „les cellules périphériques des tubercules (primaires) renferment toutes les filaments d'un champignon endophyte", lequel s'étend plus tard aussi dans la partie du prothalle située au-dessus du tubercule primaire. Dans la partie externe, les filaments sont intracellulaires, tandis que „dans l'intérieur du prothalle, ils s'engagent presque uniquement entre les cellules, en les déplaçant" [2]).

La plantule du *L. cernuum* est habitée par le même champignon. Les filaments s'insinuent de bonne heure dans les méats très élargis, qui se trouvent entre les cellules de la masse centrale des tubercules embryonnaires et des tubercules radicaux.

Dans les cellules d'un prothalle de la même plante, M. Treub a rencontré deux fois des „spores" munies d'une membrane considérablement épaissie; cet auteur les compare aux „mégalogonidies" de de Bary; elles ont un diamètre de 17 μ environ [3]).

Chez le *L. Phlegmaria*, l'endophyte habite „tous les prothalles, où il se trouve presque sans exception près des sommets

1) Cohn's Beiträge; 1875, Heft 3, p. 117.
2) Annales, 1884, T. IV, p. 124; Pl. XIII, fig. 3, 4.
3) Annales, 1890, T. VIII, p. 13.

des branches végétatives, toutefois sans entrer dans la partie méristématique. Ses filaments habitent la grande majorité des cellules du tissu interne, sans jamais entrer dans les cellules de la couche externe, à une exception près" [1]).

Cette exception se rapporte aux bases des poils, dans lesquels les filaments entrent aussi. Ils s'y ramifient et une, ou même plus souvent deux branches sortent de la base du poil, tout contre ce dernier. Une fois sorties, les hyphes rampent le long du poil et se ramifient; elles forment un réseau de filaments entortillés autour du poil, et s'en vont ensuite croître en liberté.

L'endophyte occupe toujours l'intérieur des cellules, et y forme de denses pelotes de filaments. „De l'intérieur de la branche-mère l'endophyte entre directement dans les rameaux végétatifs, mais jamais il n'entre dans un propagule par le voie du pédicelle;" au contraire, ces organes sont toujours infectés du dehors.

L'endophyte occupe aussi la génération sexuée du *L. Hippuris* de la même manière que celle qui a été décrite pour les prothalles du *L. Phlegmaria* [2]).

Pour les prothalles du *L. nummularifolium* et du *L. Salakense*, M. Treub ne mentionne pas la présence d'un champignon, d'où l'on pourrait conclure qu'il y fait probablement défaut.

J'ai pu étudier aussi les tubercules radicaux du *L. cernuum* et les prothalles du *L. Phlegmaria*, et j'ai pu vérifier tout ce que M. Treub a décrit relativement à la présence de l'endophyte dans ces organes.

L'endophyte qui, dans les tubercules du *L. cernuum*, vit exclusivement dans les méats intercellulaires, surtout dans les méats très élargis du tissu interne ne pénètre jamais dans les cellules, pas même quand, arrivant du dehors, il va infecter les tubercules; j'ai observé en effet qu'un filament, qui rampait à la surface d'un tubercule, s'était frayé ensuite un che-

---

1) Annales, 1886, T. V, p. 111.
2) Annales, 1888, T. VII, p. 147.

min entre deux cellules de l'épiderme. Plus loin, il poursuivait sa course, en se ramifiant souvent, dans les méats intercellulaires qu'il élargissait d'autant plus que ses branches pénétraient plus profondément dans le tissu interne (Pl. XIV, fig. 9).

Parmi toutes les plantes étudiées, le *L. cernuum* est la seule où les hyphes de l'endophyte ne traversent pas au moins une cellule épidermique de son hôte.

De même, dans les prothalles du *L. Phlegmaria*, j'ai trouvé le champignon exactement comme M. Treub l'a décrit pour cette plante: formant de pelotes denses de filaments ténus, dans les cellules internes ainsi que dans les bases des poils absorbants, jamais il ne se montrait dans d'autres cellules épidermiques.

Quelques cellules internes, non occupées par l'endophyte, renfermaient des corps sphériques, qui me paraissaient être analogues aux „mégalogonidies" que M. Treub [1]) a observé dans les tubercules du *L. cernuum*; les sphères avaient cependant une grandeur double de celles du *L. Phlegmaria*. Cet auteur mentionne que les corps en question „sont produits sur des filaments d'une extrême ténuité"; je n'ai cependant pas réussi à retrouver ces filaments, de sorte que je ne pourrais affirmer que ces corps appartiennent indubitablement à l'endophyte du *L. Phlegmaria*.

En étudiant le développement du *L. annotinum*, M. Bruchmann [2]) a observé aussi un endophyte, qui s'insinue dans les tissus de la partie inférieure des prothalles. Les filaments entrent dans les poils radicaux par le sommet, ils les suivent en se ramifiant et infectent, à partir de ce point, les tissus internes, sans se développer dans d'autres cellules épidermiques. Dans les tissus voisins de l'épiderme, les filaments vivent à l'intérieur des cellules; ils se localisent dans les méats intercellulaires, dès qu'ils sont arrivés au niveau des cellules internes, remplies de grains d'amidon. Le même auteur signale dans les bases des poils radicaux des filaments moniliformes;

---

1) Annales, T. VIII, p. 13
2) Bot. Centralbl., 1885, Bd. XXI, p. 312.

il mentionne en outre la présence d'autres organes dans les couches sous-épidermiques: „Einmal sind diese Körper vollkommen geschlossen und von unregelmässig geformten, eng anliegenden und ziemlich dickwandigen Pilzschläuchen umzogen... Kleinere, kugeliche Bildungen mit zunächst noch unverdickten Membranen, die sich an Auszweigungen des Mycels zu bilden scheinen und von ihm umsponnen werden, lassen sich als jugendliche Entwickelungszustände solcher deuten. Eine andere Art solcher kugeligen Pilzgebilde ist ohne plasmatischen Inhalt anzutreffen. Ihre Membranen färben sich mit Chlorzinkjod violett, wobei namentlich die inneren Schichten derartig quellen, dass sie den ganzen Hohlraum dieser Gebilde ausfüllen".

L'endophyte trouvé par M. Goebel [1]) dans les prothalles du *L. inundatum*, a beaucoup de ressemblance avec celui du *L. annotinum* et se comporte à peu près de la même manière que celui du *L. cernuum*. Dans la plupart des cas le champignon forme, dans les cellules des deux couches sous-épidermiques, des pelotes de filaments fins, tandis qu'au sein du tissu central, il ne se développe que dans les espaces intercellulaires.

En fait d'organes spéciaux, M. Goebel ne mentionne que la présence de „spitzovale, derbwändige, mit grossen Oeltropfen versehene Zellen".... „welche als terminale Hyphenanschwellungen entstehen". Outre les plantules, j'ai aussi étudié les radicelles, très poilues, des individus adultes de *L. Phlegmaria*, de *L. cernuum* et de *L. spectabile*. J'ai cherché partout dans les tissus de ces organes des hyphes d'endophyte, mais je ne suis pas parvenu à en découvrir la moindre trace.

Psilotum, (Pl. XIII, fig. 7, 8).

La présence d'un endophyte chez cette plante, aux divers stades de son développement, a déjà été signalée par M. de Solms-Laubach, dans l'explication d'une des figures de son travail sur le *Psilotum* [2]): „In die eine der basalen Zellen (der Brutknospe) wächst ein Pilzfaden hinein, dessen Zweige zu den

---

1) Bot. Zeitung, 1887, p. 165.
2) Annales, T. IV, p. 191.

im Gewebe der Pflanze stets vorhandenen Hyphenknäueln sich zu entwickeln beginnen."

Chez la plante adulte l'endophyte entre aussi dans une cellule épidermique en perforant sa membrane. Après y avoir decrit quelques circonvolutions, il s'insinue dans le tissu interne, sans pourtant y pénétrer assez profondément pour atteindre l'endoderme. Chemin faisant, il passe de cellule en cellule et y forme de pelotes, souvent assez denses, composées de filaments minces; jamais une hyphe ne s'introduit dans un méat intercellulaire. Au milieu des pelotes peu serrées les hyphes se renflent souvent en boule à leur sommet. Parfois une seule cellule porte plusieurs de ces boules, alors même que les éléments voisins en sont totalement dépourvus. A l'état jeune les boules sont remplies d'une masse granuleuse, qui se rassemble ultérieurement en corps très réfringents (albuminoïdes?) arrondis ou anguleux (fig. 8). Je n'oserais pas affirmer à présent que ces corps sont analogues à ceux que je décrirai dans la suite de ce travail sous le nom de „vésicules."

Les cellules internes sont bourrées d'amidon; dans les cellules infectées cette matière fait entièrement défaut, ou ne se trouve qu'en petite quantité.

Selaginella, (Pl. X, fig. 14—16).

Les racines, qui ne portent que peu de poils, ont une épaisseur de 0.5 millimètre environ. Leur écorce est divisée en deux zones par un anneau composé de deux à trois couches de fibres; en dehors de celles-ci se trouvent l'épiderme, l'exoderme et une couche de parenchyme, tandis que l'espace compris entre l'anneau fibreux et l'endoderme est rempli par trois ou quatre couches parenchymateuses.

Les portions de racine occupées par l'endophyte, sont opaques et ont une légère teinte jaune.

Le filament mycélien perfore les cellules des trois couches externes et arrive ainsi dans les fins méats que laissent entre elles les fibres corticales. Il suit ceux-ci, sans guère se ramifier,

et parvient aux trois couches internes de parenchyme (fig. 14). Ici la ramification commence. Quelques-unes des branches parcourent longuement les méats longitudinaux de ces trois couches et se terminent par des „vésicules."

Je donne le nom de vésicules à des renflements sphériques ou ovoïdes qui occupent l'extrémité des hyphes. A l'état jeune, ces organes ne contiennent que fort peu de protoplasme et leur cavité est presque entièrement occupée par de grandes vacuoles. Petit à petit la quantité de protoplasme augmente, des réserves nutritives s'y accumulent, et finalement elles sont remplies d'une masse granuleuse à laquelle sont mélangées des gouttelettes huileuses. J'ai retrouvé des corps analogues chez un grand nombre de plantes. Peut-on les comparer aux kystes que présentent tant d'autres champignons, et leur attribuer un rôle dans la multiplication asexuée de l'endophyte? J'incline à le croire.

Chez le *Selaginella*, les vésicules sont irrégulièrement distribuées: très nombreuses dans certaines régions, elles manquent tout à fait dans des méats voisins.

D'autres branches pénètrent à l'intérieur des cellules et s'y ramifient abondamment en filaments fins, qui s'enroulent en forme de pelotes. Leur surface donne naissance à des corps spéciaux, mamelonnés.

Ces „sporangioles", comme je les appelle, doivent leur aspect bosselé aux saillies que font, sous la membrane extrêmement mince, les corps sphériques qui sont contenus à leur intérieur et que je désigne sous le nom de „sphérules." Les sphérules sont remplies d'une quantité de petits „granules." Malgré le nom de sporangioles qne je donne à ces organes, je suis loin d'affirmer qu'ils ont une part dans la propagation de l'endophyte. Disons toutefois qu'ils se retrouvent, à deux ou trois exceptions près, chez toutes les plantes que j'ai étudiées.

Chez le *Selaginella* ils sont assez petits, (8 μ). Les figures 16*a-c*, les représentent aux divers stades de leurs développement.

Filicinae.

Cyathea.

Les racines aériennes les plus fines, qui forment une couche épaisse autour du tronc, ont un diamètre d'environ 0.3 millimètre. Leur écorce n'est composée que de trois ou quatre couches, c'est-à-dire qu'elle ne contient, outre l'épiderme et l'exoderme, qu'une ou deux couches de parenchyme. Les cellules parenchymateuses sont assez grandes, tandis que celles qui constituent les deux couches externes n'ont qu'une faible hauteur.

L'endophyte, en entrant dans la racine, traverse directement ces deux couches; il ne se ramifie qu'en arrivant dans les cellules de parenchyme. Celles-ci contiennent des pelotes d'hyphes minces, qui portent des sporangioles aussi petits que ceux du *Selaginella*. Dans les cas où il y a deux couches de parenchyme (au lieu d'une), on rencontre souvent dans la couche externe, auprès du point d'infection, quelques cellules qui ne renferment que des tortils de filaments, sans sporangioles. Les filaments sont alors plus gros que ceux des cellules profondes.

Asplenium Nidus.

L'*Asplenium Nidus* est une plante très répandue dans la partie occidentale de Java. Il croît en épiphyte, formant souvent des exemplaires énormes, jusque sur les rameaux des plus hauts arbres. Les feuilles forment un entonnoir dans lequel se rassemblent les feuilles mortes des arbres voisins. Ces détritus se transforment en une masse d'humus où l'épiphyte envoie les nombreuses racines qu'émet de toutes parts sa tige courte.

Ces racines, revêtues d'un feutrage brun de poils absorbants ne renferment pas d'endophyte; tout au moins, n'en ai-je rien découvert, quoique mes matériaux fussent pris dans la forêt de Tjibodas, où le champignon se montrait chez la grande majorité des plantes étudiées.

Ophioderma pendulum. (Pl. IX, fig. 12—14; Pl. XV, fig. 9). Les racines de cette plante épiphyte sont très épaisses (3 à 4 millimètres). Leur écorce contient, outre l'épiderme et l'exo-

derme, cinq à six couches de parenchyme, auxquelles succèdent une dizaine de couches collenchymateuses.

Le champignon n'habite qu'une partie des tissus de la racine. La figure 12 en donne une idée; seuls les endroits qui y sont désignés par *a* sont occupés par l'endophyte.

Le filament infestant de l'endophyte perfore la membrane externe, très épaissie, de l'épiderme; après avoir traversé cette couche, de même que l'exoderme, il se rend dans les espaces intercellulaires. Il les suit en se ramifiant et en même temps envahit un peu de droite et de gauche (fig. 13) les tissu voisins.

Quand les filaments sont arrivés près des cellules de la troisième couche de parenchyme, ils commencent à donner de fines branches. Celles-ci pénètrent dans les cellules parenchymateuses, et portent de grands sporangioles (de 20 μ environ) à surface distinctement mamelonnée, dans lesquels on reconnaît souvent les sphérules à contenu granuleux. L'endophyte s'arrête toujours à la limite du collenchyme sans jamais infester ce tissu (fig. 14).

Les cellules du collenchyme, et surtout celles du parenchyme, contiennent un grand nombre de sphères très petites (6 μ), qui sont souvent agglomérées autour du noyau. Ces sphères renferment de petits grains d'amidon (de 1 μ environ), colorables en rouge par l'iode. Souvent ces petits sacs sont vides, surtout à côté des sporangioles de l'endophyte, de sorte qu'il n'en reste que les membranes minces. Leur développement serait fort intéressant à étudier. D'après ce que j'en ai vu, il semble qu'ils se montrent d'abord comme de petits corps sphériques très réfringents et que ce n'est qu'après coup que leur contenu se transforme en grains d'amidon.

M. Grevillius [1]) a étudié les racines d'une douzaine d'espèces de *Botrychium*. Toutes, sans exception, hébergeaint un champignon endophyte; celui-ci se développait pourtant plus abondamment dans certaines d'entre elles.

---

1) A. Y. Grevillius. Ueber Mykorhizen bei der Gattung *Botrychium*, nebst einige Bemerkungen über das Auftreten von Wurzelsprossen bei *B. virginianum*; Flora, 1895, Bd. LXXX, p. 445.

C'étaient surtout les couches de parenchyme situées entre le faisceau et l'épiderme, qui renfermaient les pelotes de filaments; souvent quatre à cinq couches étaient occupées. Les pelotes communicaient directement entre elles, ou bien chacune d'elles était reliée à des filaments intercellulaires qui parcouraient la racine dans sa longueur.

Dans l'exposition de ses recherches sur l'anatomie des *Marattiacées*, M. Kühn [1]) parle aussi d'un champignon qui habite les radicelles de ces plantes. Chez le *Kaulfussia*, le filament de l'endophyte passe par une cellule épidermique et traverse ensuite les cellules des couches sous-jacentes, pour aller se loger dans les méats intercellulaires dès qu'il a gagné les tissus internes. Les hyphes intercellulaires envoient, dans les cellules voisines, des branches sur lesquelles se développent des corps arrondis. D'après la description que l'auteur en donne, ceux-ci seraient analogues à nos sporangioles. M. Kühn a vu aussi des „spores", qui d'après les figures, ressemblent beaucoup à ce que j'appelle ici des vésicules.

Les radicelles du *Marattia* étaient indemnes du champignon. Parcontre, celles de l'*Angiopteris* hébergaient un endophyte qui se conduisait comme celui du *Kaulfussia*. Les couches internes de collenchyme et les fibres corticales ne sont cependant jamais infestées.

Dans les racines des *Ophioglossées*, M. Russow [2]) a trouvé aussi un endophyte qui se comportait tout-à-fait comme celui du *Kaulfussia*. Le même auteur [3]) a étudié le *Botrychium Lunaria* et l'*Ophioglossum vulgatum;* leur endophyte avait le même aspect que chez les autres Filicinées.

Gymnospermae.

Podocarpus cupressinus, (Pl. VII. fig. 1, 5—8; Pl. VIII).

Les radicelles sont munies de deux rangées de mamelons à

---

1) Flora; 1889, § 12, p. 421—497.

2) Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen; Mém. de l'Ac. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg, 1872, VII^{e} Série, T. XIX, p. 107—118.

3) l. c., p. 494.

peu près sphériques [1]). A ne considérer que leur origine, ces mamelons sont simplement des radicelles qui arrêtent leur croissance après avoir percé l'écorce de la radicelle-mère. En général, après une courte interruption, la croissance reprend pour s'arrêter encore une fois des qu'il s'est formé un second mamelon sphérique au sommet du premier. Cette croissance intermittente peut se répéter ainsi plusieurs fois de suite, mais au plus tard après le développement du cinquième mamelon l'arrêt est définitif. Les radicelles allongées se comportent souvent d'une manière analogue, à cette différence près que les arrêts de croissance sont plus espacés et que par conséquent les articles successifs atteignent une taille plus considérable (Pl. VII, fig. 1, 5, 6; Pl. VIII, fig. 1—13).

La structure des mamelons est la même que celle des radicelles: sous l'épiderme (à paroi externe épaissie) et l'exoderme, on trouve quatre ou cinq couches de parenchyme. La première d'entre elles consiste, comme les deux couches périphériques, en cellules très aplaties; les cellules internes sont au contraire beaucoup plus hautes. L'épiderme des mamelons est recouvert de plusieurs couches de cellules mortes, analogues à la coiffe des racines ordinaires (comparez la figure 6 de la planche VII, à celles de la planche VIII).

L'endophyte occupe les radicelles, mais surtout les mamelons, dans lesquels il ne manque que très rarement. Il envahit toujours l'intérieur des cellules. Après avoir traversé les deux couches externes, le filament mycélien arrive dans les premières cellules du parenchyme, à l'intérieur desquelles il se contourne fortement. Puis il passe dans les deux couches profondes (Pl. VII, fig. 6; Pl. VIII, fig. 14, 15). Ici les hyphes forment des pelotes de branches fines qui portent des sporangioles de grandeur moyenne, soit de 10 μ environ. Parfois on rencontre dans les cellules internes des vésicules de forme ovoïde, remplies de matières nutritives (Pl. VII, fig. 7, 8). Partout le noyau

---

1) M. VAN TIEGHEM parle aussi de ces organes dans ses Recherches sur la symétrie de structure dans les plantes vasculaires. Ann. des. Sciences naturelles, Botanique, Série 5, T. XIII, p. 195.

et les bandelettes de protoplasme sont intactes à côté des pelotes de l'endophyte (Pl. VII, fig. 8).

Chez toutes les diverses plantes qui sont pourvues de pareils mamelons, (les *Conifères*, le *Casuarina*, le *Liquidambar*, l'*Acer* et le *Celtis*) chaque mamelon est infesté séparément par le champignon: les filaments qui habitent les articles successifs n'ont donc pas de communication directe entre eux.

Araucaria excelsa, (Pl. VII, fig. 9; Pl. XV, fig. 18). [1])

Les radicelles, de même que les mamelons qu'elles portent, sont sous tous les rapports semblables à celles du *Podocarpus*. Seulement les mamelons de l'*Araucaria*, toujours de forme sphérique, sont un peu plus volumineux.

Dammara robusta, (Pl. VII, fig. 2). [1])

Le système radiculaire de cette plante a la plus grande ressemblance avec celui du *Podocarpus*. Il en est de même de l'endophyte qui y est logé. Les mamelons sont cependant un peu plus allongés et les sporangioles sont plus petits que chez le *Podocarpus*.

Cupressus fastigiata, (Pl. XV, fig. 14). [1])

Les mamelons, qui sont moins nombreux ici que chez le *Dammara*, sont un peu plus allongés. De même, les cellules de toutes les couches parenchymateuses sont allongées parallèlement à l'axe du mamelon.

Les sporangioles sont très grands: ils ont un diamètre de 17 μ.

Juniperus chinensis, (Pl. VII, fig. 4; Pl. XV, fig. 17). [1])

Les mamelons sont encore plus allongés et plus rares que chez le *Cupressus*. Au demeurant ils leur ressemblent beaucoup. [2])

---

1) Ces racines ont été prises dans le jardin de Tjibodas.

2) Les radicelles du *Pinus longifolia*, croissant dans le jardin de Tjibodas à coté des Conifèrees cités ici-haut, étaient transformées en »mycorhizes ectotrophes", et ne renfermaient donc pas d'endophyte.

Monocotyledonae.

Liliiflorae.

Disporum, (*Liliaceae*), (Pl. XIV, fig. 1—5).

Les radicelles de cette plante herbacée ont une épaisseur d'au moins 0.5 millimètre; la plupart d'entre elles sont encore plus épaisses et mesurent jusqu'à 3 millimètres. Les poils radicaux manquent partout.

L'écorce d'une racine, ayant un diamètre d'environ un millimètre, contient, après l'épiderme et l'exoderme, six à sept couches de parenchyme (fig. 1). Les cellules de la première couche parenchymateuse, surtout lorsqu'elles sont habitées par l'endophyte, sont remarquables par leur grande taille. Infestées ou non, elles contiennent toutes quelques raphides (fig. 1, 2).

Le filament de l'endophyte rampe d'abord sur l'épiderme: çà et là, il émet une branche qui perfore la cellule épidermique la plus proche. Il se ramifie de nouveau: l'une des branches pénètre plus avant dans les tissus, tandis que les autres suivent d'abord l'épiderme. Le filament qui va envahir les tissus, passe alors à travers deux couches cellulaires et arrive ainsi dans une cellule de la seconde couche de parenchyme. Dès ce moment il cesse de s'enfoncer pour se répandre dans cette couche même. Il se ramifie abondamment à l'intérieur des cellules et produit des filaments parfois moniliformes; au sommet des rameaux les plus ténus naissent des sporangioles (de 8 μ environ). Parfois j'ai vu aussi une vésicule dans les cellules de cette couche (fig. 2).

Quelques-uns des filaments mycéliens qui habitent les cellules de cette seconde couche parenchymateuse, retournent ensuite dans les grandes cellules contiguës; le plus souvent on voit deux filaments entrer séparément dans chacune d'elles. A l'extrémité de ces filaments naissent alors des corps très curieux qui n'ont d'analogues chez aucune des autres plantes étudiées.

Ces corps débutent (fig. 5 *a*—*m*) par le gonflement de la

membrane au sommet du filament, ce qui donne naissance à de petites sphères terminales, (fig. 5 *a—e*). Pendant la suite de leur développement, ils conservent d'ordinaires la forme globuleuse, avec cette seule différence que le filament porteur, au lieu de se terminer contre la paroi, s'engage jusque vers le centre (fig. 5*d*); d'autres fois la croissance se fait surtout en largeur et l'organe devient réniforme (fig. 5*e*). Jusqu'à présent, ils sont incolores; pourtant ils ont déjà atteint un diamètre de 45 μ, alors que le filament dont ils dérivent n'a qu'un diamètre de 4 μ. On y distingue avec plus ou moins de netteté, plusieurs couches concentriques dont l'externe, probablement plus dense, est la plus distincte. Quand les corps sont arrivés à cette taille, ou parfois même un peu plus tôt, on voit s'accumuler, auprès du point d'attache du filament, une masse brunâtre amorphe qui peu à peu augmente de volume et qui finit par se substituer en entier à la masse hyaline primitive, à l'exception d'une mince couche périphérique (fig. 5 *f—h*). Tantôt le contenu brun disparaît directement, tantôt le corps continuant à s'accroître, finit par former une masse noire qui peut atteindre un diamètre de 100 μ (fig. 5*i*). Dans l'un comme dans l'autre cas, les corps se réduisent à des sacs vides, dont la paroi affaissée se plisse irrégulièrement. Leur teinte jaune est due à des restes de matière brune. Dès ce moment, ils se conservent tels quels (fig. 5 *k—m*).

Le traitement par la solution d'iode dans l'iodure de potassium donne au filament porteur une teinte jaune. Au début du gonflement (fig. 5*a*), le sommet du filament ne se colore plus du tout, mais dans les corps plus âgés (fig. 5*b—h*), la matière hyaline prend partout une teinte bleue. Dans les corps plus grands, la mince couche externe ne se colore cependant jamais.

Il m'a semblé que les filaments porteurs des organes que je viens de décrire ne perforent pas la membrane protoplasmique quand ils pénètrent dans les grandes cellules, mais qu'ils la poussent devant eux, en sorte que les corps, comme les filaments dont ils dérivent, sont sur toute leur surface recouverts par la couche externe du protoplasme de la cellule qu'ils

habitent. D'où le fait qu'on voit parfois le noyau de la cellule appliqué contre un de ces corps.

Les filaments de ce champignon ont encore ceci de curieux, qu'avant de traverser une membrane, ils émettent en général plusieurs courts rameaux, recourbés en arrière, en forme de doigt de gant. On les trouve en assez grand nombre dans la seconde couche parenchymateuse, appliqués contre les parois externe (fig. 3) ou latérale; ils ne manquent jamais non plus sur les filaments vigoureux qui traversent les grandes cellules pour s'enfoncer dans les tissus (fig. 2, 4.)

Les cellules internes du parenchyme contiennent beaucoup d'amidon; dans la troisième couche (contiguë à celle où l'on trouve la plupart des hyphes) il n'y en a qu'une petite quantité. Faisons remarquer aussi que cette matière manque entièrement dans toutes les cellules des deux couches externes.

Curculigo, (*Hypoxideae*).

Les radicelles de cette plante herbacée sont dépourvues de poils radicaux et atteignent un diamètre d'au moins 0,5 millimètre. L'écorce contient, outre l'épiderme et l'exoderme, cinq couches de parenchyme.

Le filament mycélien, après avoir traversé les cellules des deux couches limitantes, de même que celles des deux couches parenchymateuses externes, envahit les méats intercellulaires des trois couches sous-jacentes, dans lesquels ses ramifications s'étendent parallèment à l'axe de la racine. Cà et là, des branches s'insinuent dans les cellules. Elles s'y ramifient plusieurs fois de suite; puis chaque rameau produit un sporangiole, d'un diamètre d'environ 7 μ. L'ensemble de ces sporangioles se dispose sous la forme d'une petite grappe, et n'est pas sans offrir quelque ressemblance avec la figure 13 de la planche X, représentant deux cellules analogues de l'*Acronychia*. Les branches des filaments intercellulaires n'entrent pas dans les cellules du parenchyme interne lorsque celles-ci contiennent des raphides.

Dans son mémoire déjà cité, sur les „mycorhizes endotro-

phes", M. Schlicht décrit l'endophyte d'une autre plante appartenant au groupe des *Liliiflorae*, le *Paris quadrifolia*.

M. Schlicht a vu également que le filament infectant s'insinue *entre* deux cellules épidermiques et poursuit son chemin dans les méats intercellulaires de l'exoderme et des deux couches périphériques du parenchyme. Il n'entre cependant jamais dans ceux des trois couches internes, dont les cellules ont toutes une paroi épaissie.

Dans les cellules parenchymateuses, le champignon forme des pelotes denses, munies souvent de gonflements à peu près sphériques et de masses en forme de chou-fleur.

Les gonflements dont parle M. Schlicht, sont sans doute analogues aux organes que nous appelons des „vésicules", tandis que les masses en forme de chou-fleur représentent peut-être nos grappillons de sporangioles.

Enantioblastae.

Pollia thyrsiflora, (*Commelinaceae*).

Dans les radicelles, fortement velues, du *Pollia*, plante herbacée de la forêt de Tjibodas, bien connue par ses baies bleues, je n'ai pu trouver aucun organe d'un champignon endophyte.

Spadiciflorae.

Calamus, (*Palmae*); (Pl. XII, fig. 9 *a*, *b*).

Les racines les plus minces de cette plante grimpante ont une épaisseur de 1 millimètre environ. Les poils radicaux manquent, mais chaque cellule épidermique a sa paroi externe bombée en dehors, de sorte qu'elle forme une sorte de papille.

Les parois des cellules appartenant aux quatre couches externes de la racine — c'est-à-dire de l'épiderme, de l'exoderme et des deux couches de fibres corticales, — sont considérablement épaissies. Les cellules de l'exoderme ainsi que les fibres sont allongées dans le sens longitudinal (fig. 9*a*); à la couche interne de fibres succèdent neuf à dix couches de parenchyme.

Après que le filament a pénétré du dehors dans l'épiderme, il se répand d'abord dans ce tissu, en passant de cellule en cellule. De temps en temps il se ramifie; ailleurs il forme quelques boucles; ou bien il porte, mais très rarement, une vésicule. Pour gagner les couches profondes, le filament doit nécessairement passer par une cellule exodermique. Mais toutes ne paraissent pas lui convenir: il pénètre toujours, sans exception, dans une cellule qui s'est divisée d'avance, par des cloisons radiales, en quatre, cinq ou six cellules-filles (fig. 9*b*). C'est dans une de celles-ci que le filament s'introduit; il y décrit quelques noeuds, infecte parfois une ou deux voisines et passe ensuite dans les fibres corticales. On pourrait donner aux cellules que traverse l'endophyte, le nom de „cellules de passage"; nous les retrouverons encore, quoique sous une forme différente, chez quelques autres plantes. Chez le *Calamus* le rapport des cellules exodermiques cloisonnées à celles qui ne le sont pas est d'environ une pour quinze.

Dans les deux couches de fibres, les éléments qui sont situés en dessous des cellules exodermiques divisées, sont eux aussi cloisonnés transversalement; c'est toujours par ces cellules courtes que le filament va passer (fig. 9*b*). Il n'y décrit qu'une seule boucle et s'insinue ensuite dans les méats du parenchyme, où il se ramifie plusieurs fois de suite. C'est également là que les branches portent des vésicules, du reste peu fréquentes.

Les hyphes intercellulaires (qui ont été omises dans le dessin) donnent en outre des branches qui pénètrent dans les cellules des trois couches parenchymateuses externes, où elles portent des grappillons de sporangioles relativement grands, de 18 μ environ. Ce n'est que dans les trois couches internes que les sporangioles manquent. Les deux assises internes ne sont pas infestées.

Pandanus, (*Pandanaceae*), (Pl. VII, fig. 12—14).

Les racines de *Pandanus*, qui manquent de poils absorbants, sont assez épaisses: les plus minces ont une diamètre de 0.7 millimètre. Leur structure est analogue à celles de *Calamus*, à

l'exception de l'exoderme, qui ne contient ici que des éléments courts, et auquel manquent les cellules spéciales, dites „cellules de passage."

Un filament épais entre dans une cellule épidermique et pénètre ensuite jusque dans les cellules du parenchyme situées en dessous des fibres corticales. Dans les cellules qu'il traverse il décrit quelques tours de spire, souvent très réguliers (fig. 13), et passe alors dans une cellule ou dans une fibre voisine. Dans le parenchyme, les filaments, jusqu'alors d'une teinte jaunâtre, deviennent incolores. En même temps, ils s'amincissent et s'entortillent de plus en plus, de sorte que les cellules des dernières couches du parenchyme contiennent des pelotes d'hyphes irrégulièrement ramifiées, munies de sporangioles; ces derniers n'ont que la moitié du diamètre de ceux du *Calamus*. Dans les deux couches externes du parenchyme on remarque souvent des vésicules à côté des tortils de filaments (fig. 14 *a*, *b*); elles ont parfois une paroi brunâtre. Quelques méats hébergent des filaments qui les parcourent sur une assez grande distance dans le sens longitudinal. Les cellules qui se trouvent dans le voisinage des hyphes sont toutes infestées, à l'exception pourtant de celles qui contiennent des raphides.

Schismatoglottis, (*Araceae*), (Pl. XV, fig. 11).

Le *Schismatoglottis* est une plante herbacée de petite taille. Tantôt ses radicelles portent beaucoup de poils, tantôt elles en sont entièrement dépourvues; elles sont constamment habitées par un champignon, aussi bien quand elles sont pourvues de poils que lorsqu'elles sont nues.

L'endophyte enfonce un filament très épais (20 μ) dans une des cellules de l'épiderme; il ne s'y arrête pas, mais passe directement au travers de l'exoderme et des deux couches sous-jacentes du parenchyme. En sortant des cellules de cette dernière couche, le filament se glisse dans les méats intercellulaires longitudinaux et les suit longuement tout en conservant son diamètre initial. De petites branches, détachées de ce filament, se dirigent vers le centre de la racine, parmi les cel-

lules des trois couches internes du parenchyme; bientôt tous les méats, tant longitudinaux que transversaux, se remplissent de fines hyphes. Dans toutes les cellules de la région pénètrent des branches minces, émises par les filaments longitudinaux et par les filaments transversaux. Les branches intracellulaires se ramifient, s'entortillent de manière à former des pelotes, et se garnissent de nombreux sporangioles extrêmement petits, de 2 μ seulement (fig. 11). Quand ces derniers laissent échapper leur contenu, la cavité cellulaire se remplit de petites granulations. Ces cellules bourrées d'une masse granuleux se trouvent parfois tout près du point végétatif, à 0,1 millimètre seulement du sommet. (Dans la racine en question, le filament infectant avait pénétré à 0.3 millimètre de l'extrémité.)

Pothos, (*Araceae*), (Pl. XV, fig. 10).

Les racines terrestres de cette plante grimpante, sont toujours glabres; leur structure ressemble beaucoup à celle du *Schismatoglottis*, avec cette seule différence qu'on trouve chez le *Pothos* quelques fibres corticales isolées parmi les cellules de la seconde couche parenchymateuse.

L'endophyte se comporte aussi d'une manière analogue: un filament vigoureux pénètre directement jusqu'au niveau de la troisième couche du parenchyme et s'insinue ensuite dans les méats des trois couches sous-jacentes; les deux couches internes, restent seules inoccupées. Les filaments, toujours minces, se répandent dans toutes les directions: chaque cellule des régions infestées en reçoit un; cependant ils évitent toujours les fibres corticales.

Le champignon ne s'introduit dans les cellules que pour y produire de petites grappes, portant quelques sporangioles de grande taille (15 μ), à surface distinctement mamelonnée.

Glumiflorae.

Paspalum? (*Gramineae*).

Les racines de cette herbe paraissent ne pas être habitées par un endophyte; du moins n'en ai-je pas trouvé de trace.

M. Schlicht [1]) décrit une „mycorhize endotrophe" du *Holcus lanatus*. D'après la description qu'en donne cet auteur les grandes cellules corticales internes sont remplies de pelotes de filaments, à l'exception de celles de l'exoderme. Les hyphes ne diffèrent en rien de celles du *Paris* (cité plus haut, pag. 72). Dans les racines plus épaisses, le champignon ne pénètre pas jusqu'à l'endoderme.

Les radicelles du *Festuca ovina*, ainsi que celles de plusieurs autres plantes de la même famille, contiennent un endophyte analogue à celles du *Holcus*.

Scitamineae.

Elettaria, (*Zingiberaceae*).

La structure de la racine de cette plante herbacée, (qui atteint néanmoins une hauteur de 3 à 4 mètres) est analogue à celle que nous avons observée chez le *Schismatoglottis*. Aussi l'endophyte se comporte-t-il de même manière.

Le filament épais pénètre directement jusqu'au niveau de la quatrième couche du parenchyme, ne formant que quelques anses dans chacune des cellules qu'il traverse. Depuis la quatrième jusqu'à la septième couche parenchymateuse, qui toutes sont infestées par l'endophyte, on retrouve les hyphes dans les méats intercellulaires; elles y sont moins épaisses que chez le *Schismatoglottis*. Çà et là on remarque aussi une vésicule, formée par le gonflement de la portion apicale d'une hyphe.

Les filaments qui envahissent l'intérieur des cellules, portent de grands sporangioles, de même taille que ceux du *Pothos*; à la fin les cellules se remplissent d'une masse grumeleuse.

Les cellules de la couche interne ou des deux couches internes du parenchyme n'hébergent jamais des filaments.

Musa, (*Musaceae*).

Les racines d'une espèce de *Musa*, qui vit dans la forêt de Tjibodas, ne sont pas habitées par un endophyte.

---

1) l. c.; p. 487.

Gynandrae.

Lecanorchis javanica, (*Orchidaceae*), (Pl. XIII, fig. 1—6).

Le *Lecanorchis* est une plante saprophyte, dépourvue de chlorophylle, vivant dans la forêt vierge. L'échantillon étudié avait été récolté, non dans la forêt de Tjibodas, mais dans une autre, plus proche de Buitenzorg, située sur le Salak.

Parmi toutes les plantes étudiées, le *Lecanorchis* est la seule chez laquelle les filaments externes du champignon endophyte étaient parfois réunis en un ruban mycélien. Ces rubans appliqués contre l'épiderme de la racine, étaient parfois étroits et formés d'un petit nombre de filaments incolores (fig. 2); parfois ils étaient larges, et dans ce cas les hyphes superficielles avaient des membranes d'une couleur foncée, de sorte qu'à l'œil nu on voyait le ruban se détacher sur la racine blanche (fig. 1, 3).

Les hyphes s'introduisent çà et là dans les cellules épidermiques (le voile manque et est remplacé par l'épiderme) et y forment une pelote. Elles passent ensuite à travers l'exoderme, en utilisant exclusivement les cellules courtes de cette couche) „cellules de passage" qu'on trouve dans les racines de toutes les *Orchidées* et chez plusieurs autres plantes [1]). Puis elles traversent les cellules de la première couche de parenchyme, pour aller se développer sur une certaine étendue dans toutes les cellules de la seconde couche (fig. 2, 3). Celles-ci sont remplies de tortils de filaments serrés; je n'y ai pas découvert d'autres organes du champignon.

Dans toutes les cellules de passage qui sont traversées par des filaments, mais jamais dans d'autres cellules infestées, la paroi externe forme au milieu des hyphes des appendices cellulosiques, de forme cylindrique, qui font saillie dans la cellule;

---

1) Oudemans, Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen, Verh. der Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam; Dl. IX, 1861, p. 9—12.

H. O. Juel, Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Wurzeln. Meddelanden från Stockholms Högskola, n°. 18, Bihang till. K. Svenska Vet. — Akad. Handlingar, Band 9, n°. 9; Stockholm, 1884.

j'ai vu une seule fois un appendice sur la paroi latérale (Pl. XIII, fig. 6). Comme aucune cellule non-infestée ne montre ces appendices, il est à supposer que leur formation est exclusivement déterminée par la présence du champignon.

La troisième couche parenchymateuse consiste en cellules très larges. Celles qui avoisinent les cellules non occupées de la couche précédente, ne contiennent que peu de protoplasme; elles renferment de grandes vacuoles et un noyau normal (fig. 2, 4 *a*). Par contre, celles qui se trouvent à côté des cellules infestées sont remplies d'une masse finement granuleuse et peu transparente; leurs noyaux, toujours fortement aggrandis, possèdent plusieurs nucléoles et sont souvent en voie de division directe (fig. 2, 3, 4 *b*—*i*).

En étudiant les coupes sans les rendre transparentes, on n'aperçoit dans les grandes cellules que de très petits bouts de filaments, issus de la couche voisine (fig. 3). Quand on les traite par l'eau de Javelle très concentrée, le contenu des grandes cellules finit par disparaître entièrement. Mais si le traitement est moins prolongée, on voit que les bouts de filaments se terminent par des hyphes entortillées, portant à leur sommet un petit sac à paroi très mince et à contenu finement granuleux. A la suite du traitement les parois des filaments se gonflent considérablement (fig. 5 *a*—*e*). Dans les grandes cellules non traitées par le réactif, on aperçoit, au milieu des granulations, des lacunes contenant des corps très réfringents, sphériques ou anguleux (fig. 3), qui se colorent en jaune par l'iode. Ces lacunes sont formées d'une matière transparente, dans laquelle flottent les corps réfringents; la membrane du sac qui renferme cette matière doit être excessivement mince, puisque je n'ai pas pu la reconnaître, même en employant de forts grossissements. En traitant les coupes par l'eau de Javelle on constate parfois que les sacs en question se rétrécissent vers la base et qu'ils sont en communication avec les sommets des filaments minces qui proviennent de la cellule voisine (fig. 5 *f*); ces sacs me semblent représenter le stade adulte des corps à contenu granuleux,

attachés aux sommets des filament tortillés cités ici-haut.

La portion du parenchyme interne, comprise entre l'endoderme et les grandes cellules non infestées, contient beaucoup d'amidon, sous forme de petites vésicules, qui renferment des grains colorables en rouge par l'iode; dans les grandes cellules l'amidon fait défaut, même lorsqu'elles n'hébergent pas d'endophyte. Toutefois l'amidon s'y accumule en grande quantité, au moment où le champignon s'y introduit; mais après quelque temps il disparaît de nouveau, mangé par l'endophyte. Les cellules sont alors remplies de fines granulations se colorant en jaune par l'iode.

Dendrobium (*Orchidaceae*), (Pl. XV, fig. 2).

Les racines aériennes de cette plante épiphyte sont recouvertes d'un voile formé de six à sept couches de cellules spiralées.

Le filament de l'endophyte traverse d'abord le voile dans toutes les directions, en se ramifiant; à la fin les rameaux aboutissent aux cellules courtes de l'endoderme (cellules de passage). Celles-ci ont une paroi mince et cellulosique, tandis que toutes les autres cellules de la même couche ont des membranes épaissies et lignifiées.

Dans l'assise sous-jacente, on ne trouve les filaments qu'en dessous des cellules courtes qu'ils ont perforées.

Le champignon se développe surtout dans les couches profondes du parenchyme, à l'exception de la dernière, qui n'est jamais infestée; on ne le rencontre cependant jamais dans les cellules qui contiennent des corps chlorophylliens.

L'endophyte se présente surtout sous la forme d'un corps incolore, qui occupe le centre de la cellule. Quelques filaments droits émanent de ce point et se dirigent vers la membrane, reliant ces corps à ceux qui se trouvent dans les cellules voisines (fig. 2). Les corps centraux ont une forme peu régulière, plus ou moins sphérique; contre leur surface inégale se trouve souvent appliqué le noyau de cellules. Plus tard ces corps sont entourés (toujours?) par des tortils de filaments ordinaires (Pl. XV, fig. 2).

L'origine, ainsi que la structure de ces organes qu'on connaît pour un bon nombre d'Orchidées, ont déjà donné lieu à beaucoup de controverses; nous y reviendrons dans le chapitre suivant.

Phajus, (*Orchidaceae*), (Pl. XV, fig. 3).

Les racines de cette Orchidée terrestre sont munies d'un voile constitué par sept à huit couches de cellules à paroi ponctuée; la couche externe porte un grand nombre de poils.

Les filaments mycéliens, après avoir traversé le voile, entrent dans les tissus profonds en passant toujours par les cellules courtes de l'exoderme; dans les cellules parenchymateuses, à l'exception de celles de la première couche, ils forment des tortils serrés. A côté de ces pelotes on voit, dans les trois couches suivantes de ce tissu, que le noyau seul n'a pas subi de changements; mais dans les trois assises internes, les pelotes, un peu moins denses, renferment chacune un grand corps de forme allongée et à surface inégale. Le contenu de ces organes est finement granuleux et prend bientôt une teinte jaune.

Dans les régions infestées par l'endophyte, toutes les cellules du parenchyme sont occupées; les cellules à raphides restent seules indemnes.

Myrmechis, (*Orchidaceae*).

Le *Myrmechis* est une petite plante à feuilles vertes, vivant très souvent en épiphyte. Les tiges sortent d'un rhizome peu ramifié qui vit dans l'humus. Il est entièrement dépourvu de racines; en quelques endroits il porte cependant de petites touffes de poils absorbants, qui représentent peut-être les racines disparues.

L'endophyte s'engage d'abord dans l'épiderme soit directement, soit à travers l'un de ces poils; il y pénètre par le sommet et parcourt le poil dans toute la longueur en se ramifiant de temps en temps. Arrivé au niveau de l'épiderme il se dirige vers le parenchyme. Il se développe de préférence dans les couches profondes; aussi les cinq ou six assises périphéri-

ques en sont-elles exemptes. Dans les trois assises suivantes on trouve seulement des filaments qui forment des pelotes assez régulières, tandis que dans les deux ou trois couches plus internes ces tortils renferment un corps d'une teinte souvent jaunâtre, à surface distinctement mamelonné. Ces corps sont très grands, puisqu'ils atteignent souvent une longueur de 100 μ, avec une largeur beaucoup moindre. Je n'ai jamais vu que les deux couches les plus profondes fussent infestées.

Le champignon des racines d'Orchidées est connu depuis longtemps et a déjà été l'objet de nombreuses d'études.

Dans ces derniers temps, c'est surtout M. Wahrlich [1]), M. Frank [2]) et M. Johow [3]) qui l'ont soumis à un examen approfondi. Les deux premiers auteurs ont étudié le plus en détail les Orchidées qui se cultivent en Europe dans les serres, et celles qui y croissent spontanément (et parmi celles-ci surtout les saprophytes). Quant à M. Johow, il a examiné aussi quelques autres espèces saprophytes, récoltées par lui-même dans les Indes Occidentales. Toutes ces plantes hébergent un endophyte, à l'exception du seul *Wullschlaegelia*, que M. Johow a toujours trouvé sans cet hôte.

Chez le *Neottia*, l'*Epipogon* et le *Corallorhiza*, l'endophyte occupe seulement trois couches de parenchyme (du rhizome, dans les cas où cet organe remplace les racines) qui sont séparées de l'endoderme par une demi-douzaine de couches. Vers le dehors les assises infestées sont recouvertes d'une seule couche parenchymateuse et des deux couches externes ordinaires. Toutes les cellules habitées renferment des tortils denses

---

1) Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze, Bot. Zeitung, 1886, p. 481, Taf. III. M. Wahrlich donne aussi un aperçu historique du sujet en question. Je regrette beaucoup de ne pas avoir pu consulter plusieurs des ouvrages cités, puisqu'ils manquent dans notre bibliothèque.

2) Ueber neue Mycorhiza-Formen, Ber. d. d. bot. Ges., 1887; Bd. V, p. 404.

3) Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., 1889; Bd. XX, p. 501; Taf. XX, fig. 7, 8.

de filaments, à côté desquels se trouve souvent un corps de teinte brunâtre, analogue à celui que nous venons de décrire chez le *Dendrobium*, le *Phajus* et le *Myrmechis*.

Les deux couches parenchymateuses des racines du *Pogoniopsis* sont habitées toutes les deux par l'endophyte, ainsi que plusieurs cellules de l'exoderme. D'après la figure que M. Johow en donne, les filaments qui entrent dans la plante, passent tantôt à travers les cellules épidermiques ordinaires, tantôt ils forment d'abord des tortils dans d'autres cellules de l'épiderme, qui se sont allongées en poils courts.

Thismia clandestina, (*Burmanniaceae*), (Pl. IX, fig. 17; Pl. XIV, fig. 6; Pl. XV, fig. 7).

Les racines de cette plante saprophyte, dépourvue de chlorophylle, sont assez épaisses; elles manquent de poils absorbants. De distance en distance elles produisent des bourgeons, qui se développent en tiges florifères (Pl. IX, fig. 17).

L'endophyte commence par entrer dans une cellule épidermique et poursuit directement son chemin vers l'exoderme. Le filament épais traverse un grand nombre de ces cellules, formant à peine une seule anse très lâche dans chacune d'elles (Pl. XIV, fig. 6). En divers endroits, des branches quittent l'exoderme et passent dans les cellules des couches parenchymateuses, qui sont ordinairement au nombre de six à sept. La première de ces couches renferme des hyphes minces, entortillées en pelotes peu denses. Dans les cellules des autres couches, les filaments produisent de petites pelotes denses, à moins qu'ils n'aient donné une seule branche courte, terminée par une vésicule qui remplit à peu près toute la cellule. Ainsi que cela a lieu d'ordinaire, les vésicules jeunes contiennent du protoplasme à grandes vacuoles; elles se remplissent ensuite de matières nutritives, parmi lesquelles l'huile occupe la première place; à la fin, leur membrane se colore souvent en brun. Dans les cellules des trois couches internes, on trouve, à côté des petites pelotes, des corps jaunâtres à surface inégale, au nombre d'un à cinq par cellule (Pl. XV, fig. 7); ce sont les

sporangioles, parfois encore attachés au bout d'un filament provenant d'une pelote. Ces sporangioles ont un diamètre de 25 μ; à coté d'une fente fortuite de la mince membrane, j'ai vu une des sphérules, (constituant le contenu du sporangiole), qui était devenue libre (Pl. XV, fig. 7).

Les cellules à raphides, qui se trouvent surtout dans la première et dans la dernière couche du parenchyme, ne sont jamais infestées.

M. P. Groom [1]) a publié tout récemment une étude sur la morphologie et l'anatomie d'une autre espèce de *Thismia*, le *Th. Aseroe* (Beccari). L'auteur a dirigé son attention spécialement sur l'endophyte qui habite les racines de cette plante. Nous nous bornerons ici à mentionner les principaux résultats anatomiques.

Le champignon qui vit dans les racines de *Thismia Aseroe* paraît être tout à fait semblable à celui qui occupe les parties souterraines de *Th. clandestina*. La ressemblance est frappante quand on compare la figure 2 du travail de M. Groom à notre figure 6 de la planche XIV. M. Groom, qui cite aussi la présence d'un grand nombre de vésicules dans certaines couches du tissu interne, et qui a étudié leur développement, dit (p. 342): „often in old parts these densely protoplasmic bladders at first sight look like large, single spores".

Cet auteur signale en outre, dans les couches internes, des corps qui sont évidemment analogues à nos „sporangioles". Nous reviendrons sur ses observations dans le chapitre suivant, quand nous parlerons de nos propres études sur ces organes.

Gonyanthes candida, (*Burmanniaceae*).

Le *Gonyanthes* est aussi une petite plante saprophyte, dépourvue de chlorophylle. Dans la description de cette espèce, Miquel [2]) mentionne qu'elle est pourvue de „radice fibrosâ carnosâ, tu-

---

1) On *Thismia Aseroe* (Beccari) and its Mycorhiza; Annals of Botany, Vol. IX, n° 34, June 1895, p. 327—361; Pl. XIII et XIV.

2) Flora van Nederlandsch-Indië; 1855, T. III, p. 615.

beribus oblongis intermixtis"; les racines fibreuses dont parle cet auteur manquaient aux plantes que j'ai étudiées; elles ne portaient que de courtes racines épaissies.

L'épiderme et l'exoderme de ces organes sont exempts d'endophyte; mais celui-ci se développe abondamment dans le parenchyme sous-jacent, tant à l'intérieur des cellules que dans les méats intercellulaires. Les cinq couches externes contiennent des pelotes serrées; les filaments sont souvent garnis de nombreuses papilles, ce qui leur donne l'aspect de bâtons de dragées. Les cellules de ces couches renferment en outre des vésicules de 45 μ environ de diamètre; chaque cellule peut en contenir plusieurs; souvent on en trouve jusque cinq par cellule.

La sixième assise parenchymateuse ne renferme que des hyphes épaisses, en petit nombre, mais les cellules de la septième et de la huitième couche sont toutes remplies de pelotes très serrées; dans aucune de ces trois couches il n'y a de vésicules. Parmi les filaments fins de ces pelotes se trouvent beaucoup de petites granulations qui font défaut dans les autres cellules occupées par l'endophyte. Cette matière granulée dérive sans doute des sporangioles; je n'ai pas pu distinguer bien nettement la forme de ces derniers corps, mais je crois avoir vu qu'ils sont petits et qu'ils se trouvent en grand nombre dans les cellules citées.

La neuvième couche de parenchyme, contiguë à l'endoderme, ne contient jamais d'hyphes.

M. Johow a étudié aussi comment se conduit le champignon endophyte envers les racines de deux espèces de *Burmanniacées* saprophytes (*Burmannia capitata* et *Gymnosiphon retractus*), récoltées dans les Indes occidentales. Il en donne la description suivante [1]): „Die chlorophyllfreien *Burmanniaceen* haben Wurzeln, die zum Theil ganz frei von Pilzen sind, zum Theil in der gesammten Rinde und selbst in der Epidermis Mycelien führen (fig. 11). — Auch bei der grünen *Burmannia capitata* sind die Wurzeln von einem Pilz befallen; derselben lebt aber

---

1) l. c., p. 501; Pl. XX, fig. 10, 11.

ausschlieslich in der Epidermis, die hier aus aussergewöhnlich grossen Zellen besteht (fig. 10)."

Sciaphila tenella, (*Triuridaceae*).

Le *Sciaphila tenella* est encore une petite plante saprophyte, qu'on trouve dans les environs de Buitenzorg. Elle est dépourvue de chlorophylle; la tige mince et les petites fleurs ont une couleur rouge. Ses racines sont assez longues, d'une épaisseur de deux tiers de millimètre environ.

L'épiderme et l'exoderme sont dépourvus de pelotes d'hyphes mycéliennes, mais on trouve celles-ci dans les quatre couches parenchymateuses sous-jacentes. Un dense tortil de filaments remplit chaque cellule; il produit souvent une ou plusieurs vésicules de forme ovoïde, ayant tout au plus une diamètre de 25 μ, qui renferment parfois quelques cristaux en forme de raphides. Un corps volumineux (de 50 μ environ) et sphérique, à surface très inégale, accompagne le tortil dans les cellules des trois couches internes. Quoique je croie pouvoir considérer ces corps comme analogues aux sporangioles qui ont été décrits pour les autres plantes, je ne suis pas parvenu à bien comprendre leur structure. Je me demande en particulier si ce corps doit être considéré comme un seul sporangiole, contenant un grand nombre de sphérules de 10 μ de diamètre, ou bien s'il représente un tortil très dense de filaments fins, portant beaucoup de petites sporangioles de 10 μ.

Le *Sciaphila Schwackeana*, de l'Amérique tropicale, contient aussi un endophyte radical, dont M. Johow dit [1]): „das Mycel erfüllt nur einzelne peripherisch gelegene Zellschichten, und zwar je nach der Art und den Altersstadium der Wurzel mehr oder weniger."

Dans la figure citée le champignon ne fait que passer à travers l'épiderme et l'exoderme, pour se développer ensuite

---

1) l. c., p. 501; Pl. XX, fig. 9.

principalement dans la première couche de parenchyme. La seconde couche, voisine de l'endoderme, consiste en cellules très hautes; elles aussi contiennent des tortils, qui n'occupent cependant qu'une petite partie de la cavité cellulaire. M. Johow ne mentionne pas la présence d'autres organes du champignon à côté de ces tortils.

M. Poulsen parle aussi de l'endophyte habitant diverses espèces brésiliennes du genre *Sciaphila*.

Les deux couches parenchymateuses externes de l'écorce de la racine [1]) „sont remplies d'hyphes mycéliennes très fines. Elles sont entortillées et forment des pelotes (une par cellule); toutes les cellules mentionnées de chaque racine étudiée en renfermaient; (les sommets des racines étudiées manquaient partout); les pelotes se trouvent déjà dans les cellules les plus voisines du point d'attache sur le rhizome, et toutes les pelotes d'une même couche de cellules sont au même stade de développement. Les hyphes des cellules externes ne sont cependant pas semblables à celles des couches internes. Les premières contiennent des filaments ramifiés plus épais, munis de parois à double contour et de cloisons transversales; en outre il existe au milieu de ces pelotes une cellule plus grande, vide, munie d'une membrane analogue à celle des hyphes; parfois il y en avait même deux ou trois par pelote. Il semble que nous ayons affaire à des gonflements des hyphes mycéliennes de ce champignon parasite; c'est probablement une sorte d'organes de propagation, sur lesquels je ne puis cependant rien affirmer de plus. Les hyphes des couches profondes paraissent émaner des filaments qui ont pénétré à travers les cellules corticales de la racine; elles sont très réfringentes et sont remplies d'un protoplasme finement granuleux; leur membrane est extrêmement fine et presqu'invisible; elles manquent de cloisons et sont tour à tour renflées et rétrécies d'une façon particulière.

---

1) Bidrag til Triuridaceernes Naturhistorie. Videnskablige Meddelelser fra Naturhistorisk Forening i Kjöbenhavn, 1886, p. 172, Tab. XII, fig. 2.

J'espère que la traduction de la partie de ce travail, qui se rapporte à l'endophyte, sera assez exacte.

Au milieu de ces pelotes-ci on ne trouve pas de cellules sphériques; elles y sont évidemment encore dans un jeune stade. Les cellules de l'écorce interne ne contiennent pas de telles hyphes".

Les cellules gonflées des hyphes, dont parle M. Poulsen et qui se trouvent dans les couches parenchymateuses externes, sont sans doute analogues à ce que nous appelons ici des vésicules.

Helobieae.

Je n'ai pas étudié de racines de plantes appartenant à cette série.

Dicotyledonae.[1])

Amentaceae.

Casuarina, (*Casuarinaceae*), (Pl. X, fig. 1—10; Pl. XV, fig. 23).

Les radicelles de divers espèces de *Casuarina*, du jardin de Tjibodas, portent des mamelons à croissance intermittente, analogues à ceux que j'ai décrits pour plusieurs Conifères. (Pl. X, fig. 1, 2). Leur origine, ainsi que leur anatomie est aussi tout à fait analogue à ceux des mamelons du *Podocarpus*, avec la seule différence, peu importante, que c'est la paroi interne de l'épiderme qui est épaissie chez les *Casuarina* (Pl. X, fig. 10) et non la paroi externe comme chez le *Podocarpus*.

Les endophytes de ces deux plantes ne montrent non plus aucune différence essentielle. Les sporangioles sont de taille moyenne, soit de 8 μ environ.

Les racines développées près de la surface du sol, produisent des nodosités qui ont beaucoup de ressemblance avec celles qu'on connait pour diverses espèces d'*Elaeagnus*. La figure 3 de la planche X représente la nodosité la plus grande que j'ai trouvée chez le *Casuarina muricata;* on en voit deux autres,

---

1) Toutes les plantes dicotyledones étudiées sont des arbres (d'une hauteur de plus de 5 mètres), à moins que je ne dise le contraire.

encore jeunes, dans les figures 4 et 5. Ces nodosités sont originairement des radicelles qui se sont ramifiées plusieurs fois de suite, en arrêtant leur croissance en longueur (fig. 6). Le tissu cortical de ces radicelles déformées contient un grand nombre de cellules remplies d'une masse grumeleuse (fig. 6, 7), tout comme chez les *Elaeagnus*.

Plusieurs arbres appartenant à la famille des Cupulifères (*Quercus*, *Castanea*, *Fagus*, *Corylus*) ont leurs radicelles changées en „mycorhizes ectotrophes" ainsi que M. Frank nous l'a appris.

Les racines de *Quercus* et de *Castanopsis*, provenant de la forêt de Tjibodas montraient exactement les mêmes modifications.

Urticinae.

Ficus, (*Urticaceae*).

Le filament épais de l'endophyte, en infectant une des radicelles (glabres et n'ayant pas plus de 0.2 millimètre d'épaisseur) traverse directement les trois couches externes (l'épiderme, l'exoderme et la première couche parenchymateuse), constituées par des cellules aplaties. Il pénètre ensuite dans la seconde couche de parenchyme, qui est aussi souvent la dernière. Ces cellules-ci sont très grandes, environ deux fois plus hautes que celles des trois assises externes ensemble; elles contiennent des filaments ramifiés qui portent plusieurs sporangioles d'un diamètre de 11 μ au plus. Quand les sporangioles se dissocient, la cellule se remplit d'une masse grumeleuse.

L'endophyte passe d'une cellule à l'autre de la couche envahie. Les filaments intercellulaires manquent: aussi n'y ai-je jamais observé de vésicules.

Celtis, (*Urticaceae*), (Pl. XII, fig. 1—8; Pl. XV, fig. 19).

De même que chez les *Conifères* et chez le *Casuarina*, décrits plus haut, les radicelles du *Celtis* portent des mamelons de forme sphérique. A peine ont-ils percé l'écorce de la radicelle qui les porte, qu'ils arrêtent leur croissance en longueur,

pour la reprendre bientôt après. Les mamelons secondaires qui se forment alors, ne sont pas terminaux comme ceux de toutes les autres plantes citées, mais ils prennent une position latérale, ainsi que dans une ramification ordinaire. Cette ramification peut se répéter plusieurs fois de suite comme on le voit dans les figures 1, 2 et 3 de la planche XII.

L'anatomie des mamelons et leurs rapports avec l'endophyte qu'ils hébergent, sont sensiblement analogues à ceux du *Podocarpus*. Seulement les jeunes mamelons du *Celtis* portent souvent des poils radicaux, et ils ont les parois de l'épiderme et de l'exoderme épaissies; les sporangioles de l'endophyte sont plutôt petits, ne mesurant que 6 μ environ [1]).

Centrospermae.

Je n'ai étudié aucune plante appartenant à cette série.

Polycarpicae.

Manglietia, (*Magnoliaceae*).

Les radicelles les plus minces (de 0.6 millimètre) ne contiennent de pelotes de filaments mycéliens que dans les quatre à cinq couches internes du parenchyme; les trois assises parenchymateuses externes en sont dépourvues, ainsi que l'épiderme et l'exoderme, à l'exception, bien entendu, des cellules par lesquelles le filament infectant doit passer pour atteindre les couches profondes. Ici toutes ces cellules sont infectées, excepté quelques éléments de forme arrondie: ce sont les cellules à résine, analogues à celles qui se trouvent aussi chez plusieurs autres plantes de la famille des *Magnoliacées* [2]).

---

1) Les petites taches noires qu'on voit sur quelques-uns des mamelons de la figure 3 (planche XII) représentent les fruits d'une petite *Tubéracée*, que j'ai trouvée fréquemment dans les racines d'un *Celtis* de la forêt de Tjibodas (où il porte le numéro 3232). Les figures 1—5 de la même planche se rapportent à cette petite truffe; je lui donne provisoirement le nom de *Celtidia duplicispora*, à raison de son habitat et de ses spores cloisonnées. Je la décris dans la courte notice qui suit ce travail-ci.

2) De Bary, Vergleichende Anatomie, p. 152.

Les deux couches externes de cellules infestées, consistent en éléments allongés dans le sens longitudinal; elles contiennent de tortils de filaments peu serrés, accompagnés parfois de vésicules. Les cellules des deux ou trois assises internes au contraire sont allongées dans le sens radial; elles renferment des pelotes beaucoup plus serrées, avec des sporangioles larges au maximum de 10 μ. Ceux-ci forment plus tard une masse grumeleuse, qui remplit les cellules. On rencontre parfois ces cellules tout près du sommet de la racine, à une distance d'environ 0.3 millimètre.

Michelia, (*Magnoliaceae*).

Cet arbre a des radicelles assez épaisses, (d'un diamètre d'au moins 0.8 millimètre), qui sont dépourvues de poils radicaux. L'endophyte n'envahit pas tout le tissu parenchymateux: il n'y existe qu'en des points déterminés, ce qui se voit le plus nettement sur des coupes transversales.

Le champignon enfonce d'abord dans la racine un filament vigoureux qui traverse directement l'épiderme, ainsi que l'exoderme et les quatre premières couches parenchymateuses. J'ai vu deux filaments libres infecter une même racine en des endroits qui n'étaient distants que de 0.1 millimètre. Ce n'est que dans les deux assises suivantes de parenchyme que l'endophyte se développe plus abondamment, en évitant cependant toujours les cellules à résine. Enfin on ne le trouve que rarement dans celles de la couche la plus profonde, voisine de l'endoderme. Les cellules des trois couches infestées ne renferment pas de pelotes proprement dites; on n'y voit qu'un filament qui se ramifie plusieurs fois de suite. Ses branches fines produisent de très grands sporangioles, de 21 μ environ.

Les filaments intercellulaires manquent; aussi n'ai-je pas vu de vésicules.

Talauma, (*Magnoliaceae*).

L'endophyte du *Talauma* offre sous tous les rapports une assez grande ressemblance avec celui des deux plantes précédentes.

La principale différence que j'ai remarquée, consiste en ce que les cellules des couches parenchymateuses externes renferment souvent de grandes vésicules.

Dans les racines de *Ranunculus acris*, M. Schlicht a vu les hyphes infestantes passer, de même que chez le *Paris*, *entre* deux cellules épidermiques, sans pénétrer à leur intérieur. Ils traversent ensuite l'exoderme, soit de la même manière, soit en perforant les cellules, pour gagner ainsi l'unique couche de parenchyme, où se développent les tortils.

D'autres espèces de *Ranunculus*, ainsi que le *Caltha palustris* ne sont pas autrement infestées [1]).

Rhoeadinae.

Je n'ai étudié aucune des plantes de cette série.

Cistiflorae.

Echinocarpus Sigun, (*Bixaceae*).

Les radicelles, qui sont munies de courts poils épars, ont une épaisseur d'au moins un demi millimètre.

Le filament infestant traverse l'épiderme, l'exoderme à membrane externe très épaissie (comme dans la figure 13 de la planche XI, qui se rapporte à une racine de *Dysoxylum*) et les deux premières couches du parenchyme.

Dans chacune des cellules des quatre couches suivantes pénètre un filament épais. Celui-ci se ramifie et porte ensuite quelques sporangioles, à surface distictement mamelonnée, d'un diamètre de 13 μ au plus.

Les méats intercellulaires contiennent aussi parfois des filaments qui peuvent y produire des vésicules; mais on rencontre plus fréquemment ces dernières dans les cellules parenchymateuses externes.

La couche de parenchyme qui avoisine l'endoderme n'est jamais infestée.

---

1) l. c., p. 484.

Flacourtia, (*Bixaceae*).

Le *Flacourtia* porte des radicelles glabres, qui sont de trois à quatre fois plus minces que celles de l'*Echinocarpus*. Aussi ne possèdent-elles que deux assises de parenchyme sous les deux couches externes usuelles.

L'endophyte ne se développe que dans le parenchyme, où il produit des grappillons de sporangioles de 9 μ, comme chez l'*Echinocarpus*.

Dans les portions de racines étudiées je n'ai observé aucune vésicule.

Eurya, (*Ternstroemiaceae*).

Les radicelles de cette plante ont beaucoup de ressemblance avec celles du *Flacourtia*, tant dans leur anatomie que dans la façon dont se conduit le champignon endophyte.

Les filaments mycéliens produisent des sporangioles, de 13 μ environ, dans les cellules des deux couches parenchymateuses. Plusieurs d'entre elles renferment en outre des vésicules, réunies parfois au nombre de quatre ou cinq par cellule.

Nepenthes, (*Nepenthaceae*).

Les radicelles terrestres de cette plante grimpante, qu'on trouve dans les parties élevées de la forêt de Tjibodas, semblent ne pas être habitées par un endophyte; du moins n'ai-je pas réussi à l'apercevoir.

Columniferae.

Elaeocarpus obtusus, (*Tiliaceae*).

L'endophyte qui vit dans les racines d'*Elaeocarpus*, ne se développe pas dans les deux couches parenchymateuses externes pas plus que dans l'épiderme et dans l'exoderme; on le trouve surtout dans les quatre assises suivantes. La septième couche, située contre l'endoderme n'est cependant jamais occupée.

Les nœuds que les filaments forment dans les cellules sont partout assez lâches; on n'y rencontre que très peu de sporangioles, mais ceux-ci sont de grande taille, puisqu'ils mesu-

rent 18 μ. Çà et là on rencontre aussi dans les cellules une vésicule attachée au bout d'un filament.

Gruinales.

Impatiens, (*Balsaminaceae*), (Pl. XV, fig. 22).

L'écorce des racines de cette plante herbacée bien connue et qui est très commune dans la forêt vierge, a une épaisseur totale de 0.3 millimètre environ. Elle se compose de quatre couches de cellules: l'épiderme, l'exoderme et deux couches parenchymateuses.

Le filament mycélien traverse d'abord l'épiderme et l'exoderme, et passe ensuite dans les méats intercellulaires. Il y forme un filament longitudinal assez épais, qui donne plusieurs petites branches. Celles-ci se dirigent, en suivant toujours les lacunes, vers la couche interne du parenchyme. Après avoir donné de nouveaux filaments longitudinaux, les branches pénètrent dans les cellules voisines et y forment une pelote, qui porte beaucoup de petits sporangioles, d'un diamètre maximum de 5 μ. Dans cette couche, toutes les cellules qui sont en contact avec les filaments, sont occupées par l'endophyte, à l'exception des seules cellules à raphides.

Terebinthinae.

Acronychia, (*Rutaceae*), (Pl. X, fig. 11—13).

Les radicelles d'*Acronychia* n'ont jamais moins de 0.6 millimètre d'épaisseur; elles contiennent neuf couches de parenchyme, entourées des deux couches externes ordinaires.

Le filament de l'endophyte, qui est entré dans une cellule épidermique, se dirige directement vers l'intérieur de la racine.

Pour traverser l'exoderme, le filament choisit toujours une cellule à paroi externe très épaissie, analogue à celles que nous appellerons „cellules de passage" (fig. 11). Après avoir percé cette membrane, le filament décrit quelques tours de spire et passe dans la cellule voisine. Dans les trois couches parenchymateuses suivantes les hyphes traversent encore les cel-

lules sans s'étendre en largeur dans le tissu. Puis lorsqu'elles sont arrivées au niveau de la quatrième couche elles s'insinuent dans les méats intercellulaires [1]). Dès ce moment, dans les quatre assises suivantes, les filaments restent dans les lacunes. L'endophyte n'entre jamais dans la huitième ni dans la neuvième couche de parenchyme; les cellules de la huitième contiennent du tannin.

Un filament vigoureux pénètre dans chacune des cellules des couches occupées; il s'y ramifie et porte ensuite un grappillon de sporangioles (fig. 13).

Les sporangioles contiennent d'abord une matière qui est un peu plus réfringente que le milieu; mais à mesure qu'ils grossissent, leur contenu se transforme en une multitude de petites granulations. L'organe atteint une dimension de 15 μ environ.

Dysoxylum, (*Meliaceae*), (Pl. XI, fig. 13; Pl. XV, fig. 6).

Les racines les plus minces (sur lesquelles les poils font défaut) sont toujours très fortes; elles mesurent au moins 1.5 à 2 millimètres d'épaisseur. Des restes de la coiffe se trouvent souvent adhérentes à l'épiderme, même à une assez grande distance du point végétatif.

L'anatomie de la racine offre ceci de particulier que partout la membrane commune à l'épiderme et à l'exoderme est fortement épaissie; cet épaississement appartient pour les trois quarts à l'exoderme et pour un quart seulement à l'épiderme. Le parenchyme contient au moins seize couches de cellules; au niveau de la troisième de ces couches, existent quelques canaux sécréteurs assez spacieux.

L'endophyte traverse d'abord, sous la forme d'un filament mince, les restes éventuels de la coiffe, puis une cellule épidermique (Pl. XI, fig. 13). Après avoir percé la membrane épaissie le filament devient lui-même plus gros; il ne décrit qu'un seul tour de spire dans la cellule exodermique. Ensuite

---

1) Ces filaments intercellulaires ont été omis dans les dessins, dans le but de les rendre plus clairs.

il s'introduit dans une cellule de la première couche de parenchyme. Il traverse de la même manière les assises suivantes; puis il va se loger dans les méats intercellulaires, dès qu'il a atteint la cinquième couche. Il se développe de plus en plus dans les lacunes, jusque vers la douzième couche. Parfois il s'enfonce encore plus avant dans le tissu, mais jamais on ne le voit dans les deux couches les plus profondes, quoiqu'elles aussi aient une structure parenchymateuse.

Depuis la cinquième jusqu'à la huitième couche de parenchyme, toutes les cellules recoivent une ou deux branches du filament. Ces branches portent des grappillons de grands sporangioles, d'une dimension de 19 μ (Pl. XV, fig. 6, *b-c*).

Lorsque les sporangioles sont petits (Pl. XV, fig. 6 *a*), ils renferment une matière très réfringente, de couleur jaunâtre; plus tard, à mesure que leur surface devient plus distinctement mamelonnée, on commence à y apercevoir les sphérules. Celles-ci aussi ont d'abord un contenu homogène, qui se résout plus tard en nombreuses granulations. A la fin ces dernières deviennent libres et remplissent la cellule d'une masse grumeleuse.

Les noyaux des cellules occupées sont sensiblement plus grands que ceux des autres cellules du même tissu (Pl. XV, fig. 6 *d*, *e*).

Les filaments du champignon n'entrent jamais dans les canaux sécréteurs.

Aesculinae.

Turpinia, (*Sapindaceae*), (Pl. XV, fig. 16).

En s'introduisant dans les racines du *Turpinia*, le filament épais de l'endophyte forme quelques anses dans les cellules de l'épiderme, de l'exoderme et de la première couche de parenchyme. Dans chacune des cellules des deux couches suivantes il produit ensuite des grappillons de sporangioles (de 10 μ environ de diamètre). Quelquefois on ne trouve pas de filaments dans les méats intercellulaires du parenchyme: alors les filaments qui portent les grappillons communiquent directement entre eux. Dans d'autres racines j'ai observé au contraire beau-

coup d'hyphes intercellulaires, donnant des branches qui infestaient les cellules à grappillons.

Dans ce dernier cas ces hyphes portaient souvent des vésicules sphériques.

Acer, (*Aceraceae*), (Pl. VII, fig. 10; Pl. XV, fig. 12).

Les radicelles portent un grand nombre de mamelons à croissance intermittente, en tout semblables à ceux du *Podocarpus*, à cette différence près qu'ils ne sont pas placés sur deux rangs (Pl. VII, fig. 10). Leur structure est aussi presque la même; seulement ce n'est pas la membrane externe de l'épiderme qui s'est épaissie, mais celle de l'exoderme.

L'endophyte se comporte de la même manière que chez le *Podocarpus*; les sporangioles de l'*Acer* sont pourtant un peu plus grands (13 μ environ).

Frangulinae.

Vitis pubiflora, (*Vitaceae*), (Pl. XV, fig. 4).

Cette liane est commune dans la forêt de Tjibodas; elle atteint de grandes dimensions.

Ses racines sont minces et dépourvues de poils radicaux. Par endroits, des groupes de cellules épidermiques ont leur paroi externe fortement épaissi; cette paroi est munie en outre d'épaississements locaux irréguliers, qui prennent la forme de mamelons ou de cylindres courts, faisant saillie dans la cellule. Les autres cellules de l'épiderme, moins nombreuses en somme que les premières, ont la paroi mince (fig. 4).

Tous les filaments que j'ai vus à leur point d'entrée dans la racine passaient par une des cellules à membrane épaissie; je n'en ai jamais vu aucun qui en traversait une à paroi mince.

Dans les cellules des quatre couches externes (épiderme, exoderme et deux couches parenchymateuses) le filament vigoureux décrits quelques tours de spire. Puis il gagne les tissus internes, composés de trois assises de parenchyme dont la dernière n'est cependant jamais habitée. Dans ces deux couches

l'endophyte développe surtout ses filaments dans les méats intercellulaires, tandis que de courtes branches s'introduisent dans les cellules et y portent chacune un grappillon de sporangioles (de 12 μ). Souvent ces grappillons remplissent presque complètement la cavité cellulaire. Les sporangioles se résolvent à la fin en une masse grumeleuse.

Tricoccae.

Ostodes, (*Euphorbiaceae*).

Après que le filament du champignon endophyte est entré dans une des cellules épidermiques, il ne passe outre qu'après avoir atteint dans l'exoderme une cellule à membrane externe fortement épaissie. Ces „cellules de passage" ressemblent à celles du *Coffea*, (fig. 1, 5 et 13 de la planche VI).

Le filament perce la membrane et traverse la cellule, ainsi que celles des deux couches parenchymateuses sous-jacentes; il s'engage ensuite dans les méats intercellulaires que laissent entre elles les cellules des six assises suivantes du parenchyme. Ces hyphes envoient des branches dans toutes les cellules de ces couches, à l'exception de celles qui contiennent du tannin et de celles qui renferment une macle cristalline.

Les filaments ne développent jamais de pelotes dans les cellules; ils n'y produisent que quelques sporangioles, d'un diamètre d'environ 15 μ, dont la surface est distinctement mamelonnée.

Umbelliflorae.

Heptapleurum, (*Araliaceae*).

Les cellules épidermiques des radicelles d'*Heptapleurum* portent des papilles courtes.

Dans les trois couches externes de la racine le filament épais de l'endophyte ne décrit qu'une seule boucle à l'intérieur de chaque cellule. Dans les trois couches parenchymateuses externes se développent des pelotes avec un grand nombre de petits sporangioles, de 7 μ. La couche interne reste inoccupée.

Jamais les filaments n'entrent dans les cellules qui contiennent une macle d'oxalate de calcium.

Marlea? (*Cornaceae*) [1]).

Chez le *Marlea* bon nombre de cellules épidermiques ont la membrane externe très épaissie, tandis qu'elle reste mince chez les autres; nous venons de décrire un cas analogue pour le *Vitis*, mais la différence est un peu moins nette chez le *Marlea*.

L'endophyte passe à travers les cellules des cinq couches externes, mais dès qu'il a atteint la quatrième couche de parenchyme il ne se développe plus que dans les méats intercellulaires. Les branches qui naissent de ces hyphes pénètrent dans toutes les cellules voisines (hormis dans celles qui contiennent une macle) et portent des grappillons de sporangioles, mesurant 10 μ environ.

Cependant on ne trouve ces sporangioles que jusque dans la septième couche; les quatre couches suivantes ne sont jamais infestées.

Saxifraginae.

Polyosma, (*Saxifragaceae*).

L'endophyte immigre dans les tissus de la racine de la manière ordinaire. Le filament épais qui passe par les couches externes ne décrit qu'un seul tour de spire, plus ou moins régulier, dans chacune des cellules qu'il traverse.

Chez le *Polyosma* le champignon s'enfonce ainsi jusqu'au niveau de la troisième couche du parenchyme. Il se développe dans les cellules de cette assise, ainsi que dans celles des deux autres couches et forme des pelotes de filaments fins qui produisent les sporangioles. Ceux-ci ont un diamètre de 13 μ environ.

Beaucoup de cellules, situées au milieu du tissu parenchymateux, ont des membranes épaissies et lignifiées; dans la plupart d'entre elles l'endophyte ne pénètre jamais, quoique

---

1) Cet arbre n'est pas encore déterminé définitivement; il est donc possible qu'il devra porter un autre nom générique. Dans l'herbier des arbres de la forêt de Tjibodas il porte le numéro 3180*a*.

j'en ai vues qui étaient infestées, tout comme les cellules à paroi mince.

Liquidambar Altingiana, (*Hamamelidaceae*), (Pl. XI, fig. 4—6).

Les radicelles du *Liquidambar*, de même que celles des *Conifères*, du *Casuarina* et de l'*Acer*, produisent des mamelons à croissance intermittente; ceux-ci ne forment pas deux rangées régulières le long de la radicelle. Ils ont d'ordinaire une forme allongée (fig. 4, 5).

Au point de vue de la structure et des rapports entre l'hôte et le champignon, ces mamelons ressemblent à ceux du *Podocarpus*. L'endophyte se dirige tout de suite vers les cellules de la seconde couche parenchymateuse dans lesquelles le filament épais se contourne en nœuds peu serrés (fig. 6). Dans les deux couches internes se forment de pelotes denses, portant des sporangioles de 9 μ de diamètre.

Il semble que le champignon occupe rarement les radicelles elles-mêmes.

Opuntinae.

La flore de la forêt vierge de Tjibodas ne contient aucune plante appartenant à la série des Opuntinae.

Passiflorinae.

Begonia robusta, (*Begoniaceae*), (Pl. IX, fig. 1—5).

Le champignon n'habite que la portion distale des radicelles. La région infestée s'épaissit beaucoup (elle atteint jusque trois fois son diamètre normal), pendant que la radicelle semble arrêter sa croissance en longueur, de sorte quelle prend la forme d'une massue (fig. 1—4).

Le filament s'engage dans une cellule épidermique et passe ensuite dans la cellule exodermique voisine, où il forme quelques anses. Puis il pénètre dans une des cellules de la couche externe du parenchyme. D'ici le champignon gagne de proche en proche quelques autres cellules voisines de la même assise,

formant dans chacune d'elles un noeud assez lâche de filaments. Enfin, il se répand dans les trois couches parenchymateuses profondes dont il remplit toutes les cellules d'une pelote de filaments qui se ramifient plusieurs fois de suite (fig. 5); ces fines branches produisent des sporangioles d'un diamètre maximum de 5 μ.

Ils contiennent, à la maturité, des granules qui finissent par se répandre dans la cellule. La figure 5 représente, à un grossissement de 1200 fois, les dernières ramifications d'un filament intracellulaire, et à côté d'elles quelques granules libres.

On trouve aussi des filaments dans les méats intercellulaires, mais ils sont peu nombreux et ne contribuent guère à la propagation du champignon dans la racine.

Casearia, (*Samydaceae*).

Les radicelles du *Casearia* sont minces (0.15 millimètre); elles manquent de poils radicaux.

L'endophyte se développe surtout dans les trois couches parenchymateuses, tandis qu'il ne fait que traverser les deux couches externes ordinaires. Les filaments se développent seulement dans les cellules du parenchyme; ils y forment des pelotes peu denses et portent de petits sporangioles, de 6 μ environ de diamètre.

Le champignon n'envahit jamais les quelques cellules à tannin qui se trouvent répandues dans le tissu parenchymateux.

Myrtiflorae.

Melastoma, (*Melastomaceae*).

Les racines les plus minces sont encore un peu plus fines que celles du *Casearia*; elles ne contiennent aussi que deux couches de parenchyme.

C'est dans les cellules de ces deux assises que l'endophyte forme des pelotes de filaments fins, qui portent les sporangioles. Ceux-ci comptent parmi les plus petits que j'ai rencontré; ils n'ont pas plus de 3 μ.

L'endophyte ne se développe jamais dans l'épiderme, ni dans l'exoderme, qu'il ne fait que traverser pendant son trajet vers le parenchyme.

Eugenia, (*Myrtaceae*).

L'endophyte se développe exclusivement dans les cinq couches internes du parenchyme; il remplit leurs cellules de pelotes. Quant à l'assise la plus externe, à l'épiderme et à l'exoderme, il y traverse seulement quelques cellules, sous la forme d'un filament épais qui fait une boucle dans chacune d'elles. Les filaments fins, constituant les pelotes, produisent les sporangioles, qui sont de taille moyenne (9 μ environ).

Je n'ai pas observé d'hyphes intercellulaires, quoique les lacunes du parenchyme soient assez spacieuses.

Les racines de quelques espèces d'*Eucalyptus* (appartenant aussi à la famille des *Myrtacées*), qui sont cultivées dans le jardin de Tjibodas, sont recouvertes d'un feutrage de filaments mycéliens, à la façon des „mycorhizes ectotrophes".

Thymelinae.

Helicia, (*Proteaceae*).

L'écorce des radicelles très minces, d'une cinquième de millimètre environ, sont constitués par l'épiderme, l'exoderme et deux couches de parenchyme. Les trois assises externes sont fortement aplaties et ont leurs parois épaissies. La couche interne au contraire, consiste en cellules qui sont souvent trois fois plus hautes que les trois couches externes ensemble.

L'endophyte perfore ces trois couches sans s'y arrêter; le filament vigoureux forme une anse dans chacune des cellules qu'il traverse. Dans les grandes cellules internes, les filaments se ramifient plusieurs fois de suite; les branches portent les sporangioles, qui ont souvent un diamètre de 15 μ. Enfin, lors de la mise en liberté des granules contenus dans les sporangioles, les cellules se remplissent d'une masse grumeleuse.

Rosiflorae.

Pygaeum parviflorum, (*Rosaceae*), (Pl. XI, fig. 1—3; Pl. XV, fig. 8).

Les racines les plus minces du *Pygaeum* ont toujours une épaisseur d'au moins 0.8 millimètre. Aux deux couches externes ordinaires succèdent cinq à six assises de collenchyme, puis du tissu parenchymateux. Les deux couches internes de ce tissu ont ceci de remarquable, que leurs membranes radiales sont fortement épaissies (fig. 1), de la même manière que dans les racines de plusieurs Conifères [1]).

L'endophyte commence par traverser une cellule de l'épiderme, puis une cellule de l'exoderme. En même temps qu'il se répand dans le collenchyme, il envoie quelques branches dans les méats intercellulaires, méats que les filaments ne quittent plus dès qu'ils ont atteint la première couche du parenchyme. Les hyphes sont tellement nombreuses dans ces lacunes qu'elles finissent par en obstruer la lumière et qu'elles s'aplatissent les unes les autres (fig. 2 et 3).

Les cellules des cinq couches externes du parenchyme renferment des grappillons de sporangioles; ils se forment aux sommets des courtes branches émises par les filaments intercellulaires. On ne trouve ces grappillons que rarement dans la cinquième couche de parenchyme, et jamais dans les cellules des deux couches suivantes, plus internes, à parois radiales épaissies. Les sporangioles sont très grands: ils mesurent jusque 21 μ; leur surface est distinctement mamelonnée. A la fin ils se résolvent en granules qui remplissent la cellule d'une masse grumeleuse.

Leguminosae.

Pithecolobium montanum, (*Mimosaceae*), (Pl. X, fig. 14—16; Pl. XII, fig. 13; Pl. XV, fig. 15).

Les radicelles, d'un diamètre d'au moins un demi millimètre, contiennent outre les deux couches externes ordinaires, quatre à six couches de parenchyme. Les cellules de l'assise interne

---

1) De Bary, Vergleichende Anatomie, p. 125.

renferment du tannin; d'autres cellules du parenchyme, qui forment parfois une seconde gaîne à peu près fermée, renferment cette même substance. Entre les deux gaînes à tannin il reste toujours deux rangées de cellules qui n'en possèdent pas; c'est surtout à intérieur de ces cellules que le champignon se développe (Pl. X, fig. 14; Pl. XII, fig. 13). Chacune d'elles renferme un petit grappillon de sporangioles de 14 μ, dans lesquels on distingue d'ordinaire nettement les sphérules. Parfois aussi on trouve quelques-uns de ces sphérules libres à côté des sporangioles, comme le montre le figure 15 de la planche XV. Finalement les granules que renferment ces sphérules sont mis en liberté, et la cellule se remplit d'une matière grumeleuse (Pl. X, fig. 16).

Les filaments du champignon, après avoir traversé les cellules de l'épiderme et de l'exoderme, s'introduisent dans les méats intercellulaires où ils se développent abondamment en donnant des vésicules (Pl. X, fig. 15). Celles-ci se rencontrent parfois aussi dans les cellules; elles ont alors une forme plus arrondie. Elles sont remplies, comme toujours, d'une grande quantité de matières nutritives; y on distingue surtout des gouttelettes d'huile grasse.

L'endophyte n'entre jamais dans les cellules à tannin.

(Les racines étudiées, prises dans la forêt vierge de Tjibodas, à une hauteur de 1500 mètres environ, portaient des nodosités qui ont quelque ressemblance avec celles du *Casuarina* (voir les figures 3—5 de la planche X). Les plus grandes que j'ai trouvées chez le *Pithecolobium* avaient un diamètre de 2 centimètres.

Les racines de l'*Erythrina* (arbre cultivé partout à Java pour fournir de l'ombre aux caféiers, et qui est connu sous le nom indigène de „dadap"), sont infestées par un endophyte qui présente tout à fait les mêmes caractères que celui du *Pithecolobium*).

Bicornes.

Vaccinium, (*Ericaceae*), (Pl. XIV, fig. 7, 8).

L'écorce des racines de cet arbre (qui sont très minces et

ne portent pas de poils) est formé seulement de deux couches de cellules: l'épiderme et une couche de cellules parenchymateuses. La paroi externe de l'épiderme a subi un fort épaississement qui s'étend sur les parois latérales. Dans la paroi épaissie on distingue très souvent une statification (en deux couches), tandis que les cellules voisines ont une membrane homogène dont l'épaisseur égale celle des premières.

L'endophyte ne se développe que dans l'épiderme (fig. 7). Un filament fin perce la membrane épaissie et s'introduit dans la cavité cellulaire; il gagne ensuite de proche en proche les autres cellules. Chaque racine est infestée en un grand nombre d'endroits, souvent très rapprochés.

Les cellules occupées par l'endophyte ont un contenu variable: les unes ne renferment que des filaments fins, formant une pelote parfois si serrée qu'elle a l'air d'un tissu pseudo-parenchymateux; dans d'autres on rencontre beaucoup de petits sporangioles, de 4 μ au plus. Ils sont toujours tellement rapprochés, qu'il est difficile de les distinguer nettement; aussi n'aperçoit-on que rarement les petits bouts de filaments auxquels ils sont attachés (fig. 8). D'autres cellules épidermiques sont remplies d'une masse grumeleuse, qui dérive sans doute des sporangioles, après la mise en liberté des granules.

Rhododendron javanicum, (*Ericaceae*).

Les radicelles du *Rhododendron*, grand arbuste qui vit à côté du *Vaccinium* dans les parties les plus élevées de la forêt de Tjibodas, ont une structure analogue à celles de cet arbre; les parois de l'épiderme n'ont cependant subi aucun épaississement.

Un grand nombre de filaments fins de 1.5 μ au plus, parcourent les cellules de l'épiderme sans jamais pénétrer dans les cellules sous-jacentes. Bon nombre de cellules épidermiques infestées renferment un corps volumineux et sphérique; sa surface est distinctement mamelonnée, et il semble renfermer de petites sphères à contenu granuleux. Quand on étudie ces corps à un fort grossissement, on s'aperçoit qu'ils consistent en fila-

ments minces, formant une pelote et munis d'un grand nombre de petits sporangioles (au maximum 3 μ).

La présence d'un endophyte dans les racines de plusieurs plantes de la famille des *Ericacées*, ainsi que chez les *Empétrées* et les *Epacridées*, a été mentionnée pour la première fois par M. Frank [1]).

En comparant les détails que ce savant nous donne sur les racines infestées de ces petites plantes, avec ce que nous venons d'exposer relativement à notre *Vaccinium*, arbre vigoureux de la forêt vierge, et au *Rhododendron*, grand arbuste du même terrain, on voit que les caractères de l'endophyte sont analogues pour toutes ces plantes, quelque différentes que soient celles-ci quant à leur taille et quant aux endroits qu'elles habitent. Ceci est d'autant plus remarquable que ces deux plantes sont les seules où j'ai vu l'endophyte habiter exclusivement l'épiderme de la racine infestée.

Souvent les racines de ces plantes n'ont d'autre couche corticale que l'épiderme; mais, même dans le cas où elles contiennent encore une couche de parenchyme, l'endophyte n'entre jamais dans ses cellules.

Les racines du *Monotropa* sont toujours recouvertes d'une gaîne assez épaisse de filaments serrés („mycorhize ectotrophe") comme M. Kamienski l'a démontré le premier [2]).

Primulinae.

Myrsine affinis, (*Myrsinaceae*), (Pl. XII, fig. 11 et 12).

Les radicelles minces du *Myrsine* ont un diamètre de 0.4 millimètre. La paroi des cellules épidermiques, comme celle des poils courts qu'elles portent, est légèrement épaissie. La structure de l'exoderme offre plusieurs particularités intéressantes: les cellules, qui sur une coupe transversale paraissent

---

1) Ueber neue Mycorhiza-Formen. Ber. d. d. bot. Gesellschaft; 1887, Bd. V, p. 401; Taf. XIX, fig. 6—11.

2) Les organes végétatifs du *Monotropa Hypopitys*, Extr. des Mém. de la Soc. nation. des Sc. natur. et math. de Cherbourg, 1882, T. XXIV, p. 12.

égales, diffèrent cependant beaucoup en longueur. Les cellules longues ont leur paroi externe fortement épaissie et incolore. La paroi des cellules courtes (qui ont à remplir ici encore le rôle de „cellules de passage") est également épaissie, mais cet épaissement, qui fait saillie dans la cellule épidermique, présente la forme d'une calotte hémisphérique, posée sur la membrane externe de la cellule. La calotte est si grande qu'elle touche souvent la paroi opposée de la cellule épidermique (fig. 11, 12); elle est de couleur jaunâtre et semble formée d'une substance mucilagineuse récemment gonflée. Le tissu parenchymateux sous-jacent est constitué par cinq couches de cellules.

Plusieurs cellules épidermiques, ainsi que les longues cellules de l'exoderme contiennent du tannin. On trouve en outre cette substance dans quelques cellules de parenchyme. Les cellules courtes de l'exoderme en sont cependant toujours exemptes.

Le filament qui entre dans l'épiderme, s'y répand de cellule en cellule jusqu'à ce qu'il vienne buter contre la calotte d'une des „cellules de passage". Arrivé là, il forme une ou parfois deux branches qui s'enfoncent dans la coiffe (fig. 12); elles traversent la cellule et pénètrent ensuite dans les trois couches du tissu parenchymateux. Les filaments forment dans ces cellules-ci des pelotes qui portent des sporangioles d'un diamètre de 7 μ.

Les cellules à tannin ne sont jamais occupées par l'endophyte.

Diospyrinae.

Symplocos, (*Styraceae*).

Les radicelles de cet arbre contiennent un épiderme, un exoderme et ordinairement trois couches de parenchyme; les cellules de toutes ces assises ont des parois minces.

Le gros filament infestant de l'endophyte ne fait que traverser les deux couches externes. Arrivé au niveau du parenchyme il s'introduit dans les méats, et c'est par cette voie qu'il se propage dans la racine, pendant qu'il s'y ramifie plusieurs fois de suite. Toutes les cellules à côté desquelles les hyphes se glissent vers les deux couches internes sont infestées

par des filaments fins; ceux-ci forment ensuite des grappillons de sporangioles, de 13 μ environ.

Tubiflorae.

Ehretia?, (*Asperifolieae*) [1]).

La plupart des cellules épidermiques ont des parois minces, mais parmi elles il s'en trouve d'autres, réunies en groupes, dont la membrane externe est fortement épaissie. Çà et là on rencontre quelques poils radicaux, portés tantôt par les cellules à paroi mince, tantôt par celles qui ont des parois épaissies. Les racines minces contiennent au moins trois couches de parenchyme.

Le filament épais, au moyen duquel le champignon envahit les tissus, perfore directement une seule cellule de chacune des deux couches externes; ce n'est qu'après son arrivée dans le parenchyme qu'il s'étend dans toutes les directions, envahissant de proche en proche les cellules de ce tissu. Les filaments intercellulaires font défaut.

Les pelotes de filaments, qui se développent dans chaque cellule infestée, portent des sporangioles d'assez grande taille, atteignant souvent 17 μ.

Solanum verbascifolium, (*Solanaceae*), (Pl. XII, fig. 10).

Les radicelles fines ont 0.2 millimètre d'épaisseur. Les cellules (épiderme, exoderme et deux couches de parenchyme) ont toutes des parois minces. Seule la membrane externe de l'épiderme est munie d'épaississements locaux, de forme cylindrique, qui se dirigent vers l'intérieur de la cellule. Ils sont toujours assez longs, à tel point qu'ils atteignent souvent la paroi opposée. Même alors leur croissance ne s'arrête pas toujours et ils repoussent parfois cette membrane devant eux; même il m'a paru qu'ils peuvent finir par la percer. De cette façon, les prolongements arrivent jusqu'au milieu de la cellule exodermique voisine (fig. 10).

---

1) Voir la note à la page 98. Cet arbre-ci porte le numéro 3194*a*.

L'endophyte pousse dans la racine un filament épais. Ainsi qu'à l'ordinaire il ne forme que quelques anses dans l'épiderme et dans l'exoderme (quoiqu'il se développe parfois quelque peu dans cette dernière couche) pour passer bientôt dans les deux couches du parenchyme. Il forme dans ces cellules des pelotes avec des grappillons portant un grand nombre de sporangioles de très petite dimension: ils ne mesurent pas plus de 4 μ. Quelques-unes de ces cellules renferment en outre une vésicule unique à côté de la pelote. Des filaments intercellulaires, peu nombreux cependant, aident le champignon à envahir les tissus.

Datura alba, (*Solanaceae*).

Les radicelles de cet arbuste qui est assez grand et porte des fleurs blanches gigantesques, n'ont pas plus que 0.2 millimètre d'épaisseur. Leur structure est assez semblable à celles du *Solanum*, de même que leurs rapports avec l'endophyte; les épaississements de la membrane épidermique font cependant défaut.

Les trois couches externes ne sont jamais infestées. Les méats que laissent entre elles les cellules des quatre couches de parenchyme, logent des filaments mycéliens. Les sporangioles du *Datura* sont un peu plus grands que ceux du *Solanum*; ils mesurent 5 μ environ.

Labiatiflorae.

Coleus, (*Labiatae*).

Les racines de cette plante herbacée contiennent trois couches de parenchyme, recouvertes des deux assises usuelles. L'endophyte ne se développe abondamment que dans les deux couches internes. Ses filaments s'insinuent dans les méats du parenchyme et entrent ensuite dans les cellules voisines, où ils forment des pelotes. Celles-ci produisent des sporangioles de 7 μ de diamètre.

Le champignon ne fait que traverser l'épiderme, l'exoderme

et la première couche de parenchyme, sous la forme d'un filament épais, qui fait une seule boucle dans chacune des cellules occupées.

Contortae.

Cotylanthera tenuis, (*Gentianaceae*), (Pl. IX, fig. 6—10; Pl. XV, fig. 13).

Le *Cotylanthera* est une petite plante saprophyte, dépourvue de chlorophylle, qu'on trouve, pendant la saison favorable, à divers endroits des environs de Buitenzorg; la figure 6 (Pl. IX), faite à la grandeur naturelle, en donne une idée [1]).

La tige, portant les fleurs d'un bleu pâle, est insérée au milieu d'une petite touffe de racines courtes. Celles-ci ont des épaisseurs inégales: l'endophyte n'infeste que des régions isolées, au niveau desquelles le tissu cortical s'épaissit beaucoup. Ainsi que le fait voir la figure 8, cet épaississement résulte du cloisonnement, par des parois tangentielles, des cellules de la couche externe du parenchyme. A chacune des divisions suivantes, ce sont encore les cellules-filles externes qui se multiplient, tandis que les cellules internes restent inaltérées. C'est seulement après qu'elles ont atteint leur volume définitif, que les cellules sont infestées par les hyphes, et depuis ce moment elles ne se divisent plus. Les portions épaissies de la racine ont souvent un diamètre quatre fois plus considérable que les portions non envahies.

Des flocons d'hyphes mycéliennes étaient attachés à la surface de racines qui appartenaient à des plantes vigoureuses. Ils formaient un réseau blanc, qu'on pouvait poursuivre dans le sol jusqu'à une certaine distance de la plante (fig. 8). Ces flocons adhéraient surtout aux endroits épaissis de la racine; je suis convaincu qu'ils constituent le mycélium libre du

---

1) M. Figdor, qui a récolté aussi cette plante dans les environs de Buitenzorg, en a déjà donné une courte description (Ber. d. d. Botan. Gesellsch,; 1895, T. XIII, pag. 335). Il annonce la publication prochaine d'une étude approfondie sur cette espèce.

champignon endophyte; pourtant je n'ai pas réussi à constater, au moyen du microscope, la communication directe entre les filaments qui vivent dans les cellules radicales et les flocons externes.

Les portions de racines non infestées contiennent quatre couches de parenchyme; leur nombre s'accroît jusqu'à sept ou huit dans les racines qui se sont épaissies sous l'influence de l'endophyte.

Toutes ces cellules, sauf celles qui sont en train de se diviser, hébergent des tortils irréguliers de filaments relativement forts. Sur eux naissent les sporangioles, qui peuvent atteindre un diamètre de 14 μ (Pl. XV, fig. 13). Dans quelques cellules on trouve une petite vésicule à côté de la pelote.

L'endophyte ne se développe jamais dans l'épiderme pas plus que dans l'exoderme et dans la première couche de parenchyme.

Dans ses deux travaux sur les plantes saprophytes, M. Johow [1]) parle de l'endophyte qui habite constamment les racines de trois espèces de *Voyria*, plantes des Indes Occidentales appartenant à la famille des Gentianées. Voici ce qu'il dit:

„Auf der Aussenfläche der Wurzeln findet sich ein spinnwebeartiges Mycel, welches mit dem in der Rinde vegetirenden durch einzelne Epidermiszellen hindurch in Verbindung steht. Auch gelangen die Hyphen aus den Wurzeln nicht selten in's Rhizom und selbst in den Blüthenschaft, wo sie dann ebenfalls vorwiegend in den Rindenzellen vegetiren." (p. 432). D'après la figure 12 de la dernière des deux publications mentionnées, le champignon se développe dans tout le tissu interne, consistant en cinq couches de parenchyme, mais ne forme jamais des tortils dans les trois couches externes. A côté de ces tortils les dessins font voir d'autres organes. M. Johow en dit (p. 431): „In älteren Wurzeln finden sich neben den Pilzfäden

---

1) Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens; Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XVI, p. 431; Taf. XVII, fig. 15*a*, *b*, 16*b*.
Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen; ibidem, Bd. XX, p. 501; Taf. XX, fig. 12.

noch rundliche, braune Klumpen einer mit zahlreichen Krystallen vollständig durchsetzten Substanz, welche wohl als Desorganisationsproduct des Zellinhalts und der ältesten, allmählich verquellenden Hyphen zu betrachten ist."

Rauwolfia javanica, (*Apocynaceae*). (Pl. XI, fig. 7—12).

Les radicelles du *Rauwolfia* sont toujours assez épaisses; elles ont ordinairement un diamètre de 0.8 à 1.7 millimètre. L'épaississement secondaire normal ne commence que quand les racines ont atteint une grosseur de 3 millimètres environ. Les radicelles les plus fortes contiennent une douzaine de couches parenchymateuses, recouvertes par l'épiderme et par l'exoderme. Cette dernière couche est composée de cellules longues et de cellules courtes (fig. 10); les dernières ont leur paroi externe un peu épaissie (fig. 7, 8, 9). Ce sont encore des vraies „cellules de passage", puisque tous les filaments qui s'insinuent dans les tissus, passent à travers elles, sans entrer jamais dans les cellules longues voisines. Il n'en est pas seulement ainsi pour les filaments de l'endophyte (fig. 9), mais aussi pour ceux d'un autre champignon, qui y est assez commun (fig. 7, 8) et qui, sans doute, vit simplement en parasite.

Le champignon endophyte envoie dans la racine un filament épais, qui traverse directement l'épiderme ainsi qu'une des cellules de passage de l'exoderme (fig. 9). Puis il s'enfonce dans le tissu parenchymateux, en s'étendant peu à peu dans tous les sens. Dans les cellules qu'il traverse, il fait un nœud très lâche. Les filaments deviennent de plus en plus minces à mesure qu'ils gagnent les couches internes. En même temps de nombreux filaments envahissent les méats intercellulaires et s'y répandent dans toutes les directions [1]). Quelquefois le bout d'un de ces filaments se renfle et se remplit de matières nutritives; de sorte qu'il se développe en une vésicule, comme le montre la figure 12.

Les sept couches externes du tissu parenchymateux ne ren-

---

1) Afin de rendre les figures plus claires, ces filaments intercellulaires y ont été négligés.

ferment donc que des tortils; dans les deux couches suivantes les filaments s'amincissent, s'entortillent encore d'avantage et portent ensuite des sporangioles, qui ont une diamètre de 8 μ environ. A la fin ceux-ci se résolvent en granules, qui ne sont cependant jamais assez nombreux pour remplir la cavité entière de la cellule (fig. 11).

Les trois couches internes du parenchyme ne renferment jamais de sporangioles, ni même d'hyphes (fig. 9).

Le parenchyme radical n'est occupé par l'endophyte qu'en des points localisés, et la majeure partie de ses cellules ne contiennent pas de filaments mycéliens.

Campanulinae.

Piddingtonia Nummularia, (*Lobeliaceae*).

Ce *Piddingtonia* est une petite plante herbacée qui rampe sur le sol; ses baies violettes sont bien connues de tous ceux qui ont visité la forêt de Tjibodas.

Le filament assez épais traverse une cellule de l'épiderme, une cellule de l'exoderme et une cellule de la première couche du parenchyme. Il décrit dans chacune un tour de spire. Il entre ensuite dans les couches profondes; il s'insinue en même temps dans les méats intercellulaires qu'il suit longuement, produisant çà et là des vésicules.

Des six couches restantes du parenchyme, les trois externes seules sont occupées par l'endophyte; les trois assises internes ne renferment ni pelotes ni filaments intercellulaires.

Toutes les cellules infestées contiennent des grappillons de sporangioles d'assez grande dimension: ils ont un diamètre de 17 μ environ. Les granules qu'ils renferment à l'état adulte, deviennent libres à la fin et se répandent alors dans la cellule, qu'ils remplissent complètement.

Rubiinae.

Argostema montanum, (*Rubiaceae*).

L'*Argostema montanum* est une très petite plante herbacée

à fleurs blanches, qu'on trouve fréquemment le long des sentiers dans la forêt de Tjibodas.

Ses radicelles, épaisses d'un tiers de millimètre, ne portent que quelques petites touffes de poils. Elles contiennent quatre assises de parenchyme, dont les trois internes seules sont infestées par l'endophyte. Les hyphes forment dans chaque cellule de ces couches quelques anses peu régulières, qui portent des sporangioles de taille moyenne, mesurant 8 μ environ, à surface distinctement mamelonnée.

Nauclea, (*Rubiaceae*), (Pl. XV, fig. 23).

Les radicelles du *Nauclea* ressemblent beaucoup, quant à leur structure, à celles de la plante précédente.

Ce sont aussi les deux couches de parenchyme qui renferment les tortils, peu serrés; les filaments sont plus fins que ceux qu'on trouve dans les cellules de l'épiderme et de l'exoderme. Les hyphes entortillées du parenchyme portent des sporangioles; ceux-ci sont plus petits que chez aucune autre plante, puisqu'ils ne mesurent pas plus de 2.5 μ.

Toutes les cellules parenchymateuses de la région infestée sont occupées par les hyphes mycéliennes; quelques cellules cependant, contenant du tannin, sont toujours évitées par l'endophyte.

Coffea arabica, *C. liberica*, (*Rubiaceae*), (Pl. V; VI; VII, fig. 11; Pl. XV, fig. 20).

Les racines du *Coffea* sont celles que j'ai étudiées le plus souvent au point de vue du champignon endophyte qu'elles hébergent. Aussi ai-je pris mes matériaux en divers endroits: d'abord dans la petite plantation de caféiers, située au bord de la forêt de Tjibodas; ensuite dans le jardin de cultures, annexé au Jardin botanique même; enfin j'ai examiné aussi les racines d'un grand nombre de plantes que je cultivais en pots. Les caractères de l'endophyte n'offraient dans aucun cas de différences appréciables; ils étaient aussi sensiblement les mêmes chez le *Coffea arabica* et chez le *C. liberica*, de sorte

que la description suivante se rapporte également aux deux espèces.

Les *Coffea*, de même que beaucoup d'autres arbres, produisent quelques racines qui rampent près de la surface du sol, tandis que toutes les autres s'enfoncent dans les profondeurs de la terre. Les premières se développent donc toujours dans les couches qui sont le plus riches en humus; si le sol est recouvert de feuilles mortes, elles se trouvent même en partie parmi ces feuilles; elles se ramifient beaucoup et portent de longues radicelles. Elles se détachent aisément du sol quand on les relève par un de leurs bouts, et il est très facile de se procurer ainsi de racines intactes, longues de 2 à 3 mètres, munies de toutes leurs radicelles. La figure 2 de la planche A montre une portion d'une pareille racine, qui appartenait à un arbre assez vigoureux de la plantation de Tjibodas.

Le mycélium libre du champignon endophyte est généralement invisible à l'œil nu. Dans un seul cas j'ai observé une quantité de faisceaux blancs, composés de filaments mycéliens, auprès de quelques jeunes caféiers que j'avais plantés dans un sol très riche en humus. Je donnerai une description de ces faisceaux au commencement du chapitre suivant. Une portion d'un faisceau est représentée dans la figure 1 de la planche V. J'ai vu souvent de petits bouts de pareils faisceaux adhérant aux racines infestées, mais il m'a été impossible de constater, à l'aide du microscope, s'il y a continuité entre ces filemants et les faisceaux libres.

Un grand nombre de filaments ramifiés rampent sur l'épiderme des racines; de temps en temps une de leurs branches s'enfonce dans une cellule de cette couche. En même qu'il perce la membrane, le filament s'amincit beaucoup (Pl. VI, fig. 2, 4); puis il change de direction et envahit de proche en proche les cellules de l'épiderme, sans jamais présenter le moindre entortillement (Pl. VI, fig. 3—8, 15).

Sur les filaments qui rampent à la surface de la racine, on trouve parfois des régions dans lesquelles la paroi change

brusquement de caractères: la membrane qui était assez épaisse et de couleur jaune, devient mince et incolore (Pl. VI, fig. 2); la même chose s'observe aussi sur les filaments qui parcourent l'épiderme, comme le montre la figure 3 de cette planche.

Ces dernières hyphes se gonflent quelquefois à leur bout, pour former une vésicule qui a d'abord une paroi mince et un contenu protoplasmique finement granuleux, muni de plusieurs vacuoles; plus tard elle se remplit de matières nutritives, parmi lesquelles l'huile grasse occupe la première place, tandis que les vacuoles disparaissent et que la paroi s'épaissit. En général la vésicule ne remplit qu'une seule cellule (Pl. VI, fig. 5), mais quelquefois j'en ai vu qui en occupaient plus d'une et qui en avaient fait disparaître les cloisons de séparation. Ainsi, dans les figures 6, 7 et 8 de la planche VI, les vésicules occupent respectivement 5, 3 et 2 cellules épidermiques, qu'elles remplissent plus ou moins complètement.

Les filaments qui passent d'une cellule épidermique à l'autre, donnent de temps en temps des branches qui vont pénétrer dans les tissus internes. Sur ce trajet ils ne passent jamais par d'autres cellules exodermiques que par celles qui ont leur paroi externe fortement épaissie, comme le montrent les figures 1, 5 et 13 de la planche VI; elles méritent donc encore le nom de „cellules de passage" [1]). Le filament ne forme à leur intérieur qu'un seul tortil, et, sans infecter les autres cellules exodermiques, il passe par la première des six ou sept couches du parenchyme, jusque dans la seconde couche de ce tissu.

Arrivé en cet endroit, l'endophyte s'avance de cellule en cellule, (il évite les méats intercellulaires), et les remplit de tortils irréguliers et peu serrés (Pl. VI, fig. 1, 9, 10). Dans les couches externes du parenchyme on trouve parfois, à côté des tortils, une vésicule de forme sphérique (Pl. VII, fig. 11), mais les filaments des couches internes produisent seuls des sporan-

---

1) La figure 12 de la planche VI, représentant une cellule de passage vue obliquement du dehors, fait voir la manière dont le filament perce la membrane épaissie. La figure 11 montre le sommet d'un autre filament qui va percer la paroi mince d'une des cellules de parenchyme.

gioles; ceux-ci sont de taille moyenne, mesurant 7 μ environ (Pl. VI, fig. 10; Pl. XV, fig. 20). Lorsque les sporangioles sont mûrs, leur contenu granuleux se répand dans la cellule qu'ils habitent.

Le champignon peut infester toutes les cellules du parenchyme, mais il n'entre jamais dans les éléments, voisins de l'endoderme, qui contiennent des masses cristallines (Pl. VI, fig. 1).

L'amidon manque d'ordinaire dans les cellules infestées du parenchyme radical: c'est seulement quand les tortils sont tout récents, qu'on en peut encore trouver quelques grains (Pl. VI fig. 10). Souvent, quand le champignon n'occupe le tissu que localement, les cellules qui entourent la partie infestée perdent aussi peu à peu leur amidon, de sorte qu'on ne le retrouve alors qu'à une certaine distance (de deux ou trois cellules) des limites du tissu occupé. Ces observations prouvent que le champignon se nourrit, en partie du moins, des hydrates de de carbone qu'il trouve dans la plante.

Chacune de ces cellules qui ont perdu leur amidon ou bien dans lesquelles cette substance est en train de disparaître sous l'influence des hyphes, contient un, ou rarement deux, corps nouveaux; ils manquent dans toutes les autres cellules, mais n'ont aucun rapport direct avec l'endophyte. Ils sont de forme sphérique et de couleur jaune. Leur diamètre varie entre 4 μ et 14 μ; les plus fréquents ont une taille moyenne (Pl. VI, fig. 10). Ils consistent en une membrane, de 0.5 μ à 1.5 μ d'épaisseur, qui renferme un contenu homogène et probablement liquide.

Lorsqu'on immerge des coupes de tissu vivant dans de l'eau bouillante, la coloration jaune disparaît bientôt et il ne persiste que les membranes incolores. Une solution d'iodure de potassium iodée leur donne une teinte brune, tandis que le perchlorure de fer donne un précipité brun; le liquide de Millon ne les modifie pas.

L'hydrate de potassium les transforme complètement. Quand on introduit des coupes de tissu vivant dans une solution diluée de cette substance, ils se dissolvent simplement. Au contraire une solution concentrée fait virer leur couleur du jaune au

rouge foncé. Il ne reste alors des corps en question, qu'un peu de liquide rouge enfermé dans la cellule.

L'ammoniaque produit à peu près le même effet; la teinte rouge, moins foncée, se répand tout aussi vite dans la cellule. Les membranes incolores, qui seules persistent, se gonflent jusqu'à atteindre une diamètre double ou même triple.

L'acide chlorhydrique à 25% est sans action. L'application subséquente d'hydrate de potassium dissout les corps absolument comme s'ils n'avaient pas été traités par l'acide.

Les diverses réactions prouvent que ces corps sont composés d'une membrane (protoplasmique?) qui renferme une solution contenant probablement du tannin, à côté d'autres matières encore inconnues; c'est au tannin qu'il faut attribuer la coloration rouge que donne le traitement par l'hydrate de potassium, ainsi que le précipité brun qui se forme sous l'influence du perchlorure de fer.

La matière colorante ne diffuse que très lentement à travers les membranes cellulosiques. Il en résulte que la teinte rouge est limitée à la région infestée ainsi qu'à une étroite bordure de quelques cellules, qui tout en étant inoccupées, possèdent néanmoins les corps caractéristiques et sont privées d'amidon. Le reste de la racine ne prend qu'une faible teinte jaune.

On obtient exactement le même effet quand on fait agir la solution concentrée sur les racines entières et vivantes. Il suffit de plonger des portions de racines, quelques grandes qu'elles soient, dans la solution de potasse, ou bien encore de les en humecter, pour voir, après quelques secondes, toutes les régions habitées par l'endophyte, se colorer en rouge foncé, pendant que les parties non-infestées deviennent seulement jaunes.

Ce traitement indique donc, au premier coup-d'œil, la localisation de l'endophyte dans les racines. Dans les figures 2—7 de la planche V j'ai fait reproduire quelques racines ainsi traitées: la figure 2 montre une partie d'une des longues racines horizontales; les autres appartiennent à des plantes cultivées en pots. Les figures 3—7 montrent que le traitement indiqué met même en évidence les parties du tissu qui viennent

d'être infectées, et qui ne se composent encore que de quelques cellules. Il est facile de constater aussi par ce réactif que ce sont les racines superficielles qui s'infestent en premier lieu, et que les racines profondes ne sont occupées qu'à un bien moindre degré.

Quand on lave les racines à l'eau, aussitôt après le traitement, et qu'on les transporte ensuite immédiatement dans la glycérine concentrée, la teinte rouge se conserve assez bien pendant six à huit mois.

Viburnum, (*Caprifoliaceae*).

Les radicelles de cet arbre contiennent, au-dessous des deux couches externes ordinaires, quatre assises de parenchyme. Parmi les cellules exodermiques il y en a quelques-unes à paroi externe faiblement épaissie. Ce sont encore des cellules de passage, analogues à celles que nous venons de décrire pour le *Coffea* et qui ont probablement la même fonction que celles-ci.

Dans la région infestée toutes les cellules sont souvent remplies par les organes de l'endophyte: pelotes denses de filaments et sporangioles. Ceux-ci sont deux fois plus grands que chez le *Coffea*: ils mesurent jusqu'à 14 μ. Quand ils ont atteint leur taille définitive le contenu devient granuleux; ces granules deviennent libres à la fin et remplissent alors la cellule d'une masse grumeleuse.

Les cellules infectées renferment aussi des corps sphériques jaunes. Ils se dissolvent également dans une solution concentrée d'hydrate de potassium et se colorent en jaune foncé; ils paraissent donc être quelque peu analogues à ceux du *Coffea*.

Cependant, quand on traite par ce réactif des racines entières, le résultat n'est plus le même que pour la plante précédente. En effet, la plupart des cellules épidermiques contiennent une substance qui donne, au contact de la solution, un précipité noirâtre. La racine toute entière prend alors une teinte tellement foncée, que les changements de couleur des tissus internes, infestées par l'endophyte, sont tout à fait cachés.

Agregatae.

Vernonia, (*Compositae*), (Pl. XV, fig. 5).

Les longues radicelles du *Vernonia* ont une épaisseur d'au-moins un demi millimètre; leur épiderme persiste et revêt encore la racine longtemps après le début de la croissance en épaisseur.

A l'épiderme et à l'exoderme font suite, le plus souvent, cinq ou six couches de parenchyme; les cellules de la quatrième assise du parenchyme sont plus grandes que les autres et c'est à leur intérieur que l'endophyte se développe le plus abondamment.

Le champignon enfonce dans les tissus un filament épais qui décrit des spires régulières dans les cellules des deux couches externes qu'il traverse. Dès la première couche de parenchyme, les filaments mycéliens se développent exclusivement dans les méats intercellulaires très spacieux, qui en sont souvent tout à fait bourrés. Des branches n'entrent dans les cellules que quand elles sont arrivées au niveau de la troisième couche; elles y décrivent quelques tours et produisent des sporangioles, souvent en assez grand nombre. Ceux-ci sont les plus grands que j'ai rencontrés; j'en ai vu qui mesuraint 23 μ de diamètre. A la fin les cellules se remplissent d'une matière grumeleuse, due sans doute à la mise en liberté du contenu des sporangioles.

Les cellules des deux couches parenchymateuses externes ne renferment que rarement des sporangioles, qui ne se rencontrent jamais non plus dans la couche interne du parenchyme.

M. Schlicht nous a donné une courte description de l'endophyte radical du *Leontodon auctumnalis*. Dans les racines minces on trouve des tortils de filaments jusque dans les cellules parenchymateuses qui avoisinent l'endoderme; dans les racines plus épaisses ce sont seulement les couches périphériques de ce tissu qui en contiennent. Relativement aux tortils M. Schlicht dit: „Das Pilzgewebe, welches zuerst die Zellen mehr oder

weniger ganz ausfüllte, schrumpft dann zusammen und verändert seine Consistenz, indem die anfangs glasige und stark durchscheinende Masse in eine vollständig duffe übergeht, und bleibt dann in Gestalt von Klumpen von mannichfacher, meistens blumenkohlartiger Form in den Zellen zurück [1]).

Hysterophyta.

Les *Balanophora* qu'on trouve assez souvent dans les forêts de Java, et les *Rafflesia* qui croissent dans les environs de Buitenzorg, ni possèdent ni racines, ni aucun autre organe capable de les remplacer. Aussi ces plantes n'hébergent-elles aucun champignon endophyte.

Les diverses plantes étudiées sont en nombre de 75; elles appartiennent à 56 familles.

Le tableau suivant indique la présence ou l'absence de l'endophyte, suivant la position systématique et la taille des plantes étudiées.

	ARBRES		PLANTES HERBACÉES		TOTAL: PLANTES	
	avec endophyte.	sans endophyte.	avec endophyte.	sans endophyte.	avec endophyte.	sans endophyte.
Cryptogames.	1 [2])	0	5	2 [3])	6	2
Gymnospermes.	5	0	0	0	5	0
Monocotylédones.	2 [4])	0	12	3 [5])	14	3
Dicotylédones.	38	0	6	1 [6])	44	1
Total...	46	0	23	6	69	6

Les racines de 65 de ces plantes proviennent de la forêt vierge de Tjibodas; cinq arbres (*Araucaria*, *Dammara*, *Cupressus*, *Juniperus* et *Coffea*) sont cultivés dans le jardin de Tjibodas, tandis que les 5 plantes saprophytes (*Lecanorchis*, *Gonyanthes*, *Thismia*, *Sciaphila*, *Cotylanthera*) croissent aux environs de Buitenzorg, dans un sol riche en humus.

1) l. c.; pag. 448. 2) *Cyathea.* 3) *Equisetum*, *Asplenium Nidus.*
4) *Pandanus*, *Calamus.* 5) *Pollia*, *Paspalum* (?), *Musa.* 6) *Nepenthes.*

II. Les diverses formes de l'endophyte.

Le mycélium externe.

Les études sur les „mycorhizes ectotrophes" ont montré que les hyphes, qui constituent une gaîne complète autour des racines modifiées, sont en plusieurs endroits en communication directe avec les flocons de mycélium qui s'étendent dans le sol environnant, souvent à d'assez grandes distances.

Chez les „mycorhizes endotrophes", au contraire, on ne trouve ordinairement point de cordons mycéliens en dehors des racines. C'est seulement chez deux plantes, *Cotylanthera* et *Coffea*, que j'ai observé des touffes de mycélium libre, paraissant appartenir au champignon endophyte.

Dans le voisinage du *Cotylanthera* (une Gentianée saprophyte, dépourvue de chlorophylle), particulièrement auprès des exemplaires vigoureux, il existe un réseau de flocons mycéliens qui se répandent tout autour des racines. En divers points ces flocons, visibles à l'œil nu, étaient en contact avec l'épiderme des racines (comme le montrent les figures 7 et 8 de la planche IX), et se résolvaient en filaments libres qui semblaient entrer dans les tissus de la racine. Je n'ai cependant pas pu constater, même à l'aide de coupes, qu'il existe une communication directe entre les filaments qui constituent les flocons et ceux qui vivent dans les tissus. L'existence d'une telle continuité est pourtant bien probable, d'autant plus que ces racines étaient gonflées aux points de contact avec les filaments mycéliens, et que ce gonflement local est, chez le *Cotylanthera* du moins, un symptôme certain de la présence de l'endophyte dans les tissus épaissis.

Les flocons mycéliens, que j'ai observés près des racines de *Coffea*, — pas toujours il est vrai et seulement dans un sol très riche en humus, — sont plutôt filiformes. Chaque cordon d'hyphes renferme un ou deux filaments cloisonnés, d'une épaisseur de 4 à 5 μ; autour d'eux sont agglomérées un grand nombre d'hyphes beaucoup plus minces, de 1.5 μ environ; celles-ci présentent également des parois transversales, mais ces cloisons ne sont visibles qu'à un fort grossissement. Les filaments minces

sont garnis sur toute leur étendue, d'un très grand nombre de poils, placés normalement à la surface (Pl. V, fig. 1). Tous les poils d'un filament ont la même longueur, variant pour des hyphes différentes entre 8 et 10 μ; leur épaisseur ne mesure pas plus de 0.2 μ. Ces poils sont en tel nombre, que j'en ai compté au moins une quarantaine sur une portion de filament dont la longueur ne dépassait pas 10 μ. L'extrême pointe de ces hyphes est seule dépourvue de poils; ils ne commencent à se montrer qu'à une certaine distance du sommet. Un peu en arrière de la pointe ils sont tout petits, mais ils atteignent bientôt leur longueur ordinaire; ils se comportent donc en somme comme les poils absorbants d'une racine en voie de croissance. Cependant pas plus que pour le *Cotylanthera*, je n'ai pu me convaincre que ces cordons-ci appartiennent incontestablement à l'endophyte du caféier, quoiqu'ils se trouvent souvent en contact intime avec l'épiderme de la racine.

Quant au mycélium externe de l'endophyte des autres espèces étudiées, je n'ai pu en examiner que les bouts de filaments qui étaient restés en contact fortuit avec les racines. Mais comme il y avait assez souvent sur la même racine des hyphes appartenant à d'autres champignons, leur étude était rendue fort difficile, et il devenait impossible de décider lesquelles faisaient partie du champignon endophyte. Du reste, dans les cas où des bouts de filaments appartenaient bien certainement à l'organisme étudié, ils n'offraient jamais des particularités importantes, ni de différences essentielles. Ils étaient toujours cloisonnés, plus ou moins épais, tantôt incolores, tantôt d'une teinte jaunâtre plus ou moins foncée.

Ces hyphes rampent sur l'épiderme dans toutes les directions, mais surtout suivant sa longueur, et se ramifient de temps en temps; jamais elles ne s'agglomèrent de façon à former un faisceau de filaments serrés.

Une seule plante fait exception, le *Lecanorchis* (Orchidée saprophyte, dépourvue de chlorophylle). Le faisceau mycélien, plus ou moins large, est appliqué contre la surface de la racine. Il n'est que rarement visible à l'œil nu, mais alors il se détache

comme une bandelette noire sur la racine blanche, ainsi que le représente la figure 1 de la planche XIII. La teinte foncée est due à la coloration des membranes des filaments externes (fig. 3 de la même planche); les hyphes qui constituent les rubans minces sont toutes incolores (fig. 2).

Un tel faisceau a quelque ressemblance avec la gaîne qui revêt la partie distale des „mycorhizes ectotrophes". Il en diffère cependant en ce qu'il ne recouvre qu'une toute petite partie de la racine, et en ce que ses filaments s'introduisent dans les cellules du tissu cortical.

La pénétration du mycélium dans les tissus de la racine.

Les filaments qui s'étendent le long de la surface des racines s'enfoncent tôt ou tard dans les tissus sous-jacents.

Pour atteindre les cellules profondes ils ont à choisir entre deux voies différentes: ou bien le filament peut se frayer un chemin entre les parois des cellules épidermiques, ou bien il perfore la membrane externe d'une de ces cellules, pour se loger d'abord dans sa cavité.

Le premier mode de pénétration semble au premier abord le plus simple; c'est néanmoins le plus rare, puisqu'il ne se rencontre que chez les tubercules du *Lycopodium cernuum*.

Les coupes au travers de ces tubercules montrent que l'endophyte en question habite exclusivement les méats intercellulaires et j'ai pu vérifier que le filament qui y arrive du dehors se fraie un chemin entre les cellules de la couche externe (voir la figure 9 de la planche XIV).

Quelque simple que paraisse ce procédé d'introduction, l'endophyte en choisit néanmoins un autre. En effet, le champignon perfore la membrane d'une cellule épidermique chez toutes les autres plantes étudiées, et, parmi elles, le prothalle de *Lycopodium Phlegmaria*. M. Treub [1]) dit pourtant que dans

---

1) Annales; IV, p. 124; Pl. XIII, fig. 3, 4.

les prothalles du *Lyc. cernuum* l'endophyte habite la cavité des cellules périphériques, et qu'il ne s'engage que secondairement dans les méats intercellulaires.

En parlant des „mycorhizes endotrophes" de *Paris* et de *Ranunculus*, M. Schlicht [1]) dit que le filament infestant s'insinue entre les cellules de l'épiderme. Chez les autres plantes examinées il ne dit pas que l'endophyte se comporte différemment; on est donc porté à croire que cet auteur n'a pas observé d'autres modes d'infection.

Du reste, la perforation d'une membrane semble n'exiger de la part de l'endophyte qu'un léger effort, puisqu'il n'hésite pas à attaquer des parois épaissies. Ajoutons aussi que dans les cas où il peut choisir entre des cellules épidermiques à paroi mince, et d'autres à paroi fortement épaissie, comme c'est le cas pour les racines de *Vitis* (Pl. XV, fig. 4), d'*Ehretia* et de *Marlea*, on le voit très souvent, on pourrait presque dire toujours, choisir les membranes épaissies. Pourtant celles-ci ne semblent pas avoir une consistance molle; elle ont plutôt l'air de membranes cuticularisées.

Les filaments qui se préparent à perforer une paroi (épidermique ou autre) commencent souvent par se gonfler un peu, pour se rétrécir immédiatement après, au moment où ils passent à travers la membrane (Pl. VI, fig. 4, 10, 11, 12; Pl. VII, fig. 13; Pl. IX, fig. 14; Pl. XI, fig. 13).

Les racines habitées par l'endophyte ont dans la plupart des cas une surface glabre; d'autres portent des poils; il en est même qui sont fortement velues, celles du *Phajus* par exemple. Bien que ces poils ne semblent pas moins propres à servir de voie d'infection, les filaments mycéliens ne les attaquent guère, quoiqu'ils rampent parfois le long de leur surface et qu'ils entrent souvent dans les cellules épidermiques voisines.

Parfois cependant les hyphes n'évitent pas les poils absorbants. D'abord, il en est forcément ainsi chez les plantes où

---

1) Landw. Jahrb., 1889, Bd. XVIII, p. 481.
2) Annales; VIII, p. 13 et Pl. XII.

ces poils constituent à eux seuls tout l'appareil radiculaire, comme chez les *Hépatiques*; les figures 1 *b-d* de la planche XV, qui se rapportent au *Zoöpsis*, une petite *Jungermanniée*, montrent trois de ces poils habités. Les filaments poussent souvent jusqu'auprès des cellules de la tige, mais elles n'y pénètrent que dans les cas très rares où ces cellules manquent de grains de chlorophylle.

Le *Myrmechis*, une petite *Orchidée* saprophyte à feuilles vertes, est dépourvue de racines, mais on trouve sur la surface du rhizome de petites touffes de poils absorbants. Dans quelques-uns de ceux-ci j'ai vu aussi entrer les hyphes de l'endophyte. Elles les parcourent dans toute leur longueur pour infecter les tissus sous-jacents.

M. Bruchmann signale des faits analogues pour le prothalle du *Lycopodium annotinum* [1]), et M. Johow pour une espèce de *Pogoniopsis* [2]), autre *Orchidée* saprophyte dépourvue de chlorophylle, provenant des Indes Occidentales. Cependant chez ces deux plantes un grand nombre de filaments entrent directement dans les cellules épidermiques ordinaires.

M. Treub [3]) dit relativement à l'endophyte qui habite les prothalles du *L. Phlegmaria* „qu'il laisse de côté les organes d'absorption et n'entrave pas leur fonctionnement."

Nous verrons dans l'exposé suivant que l'endophyte, après avoir fait son entrée dans les tissus de la racine, s'y répand dans toutes les directions et s'étend souvent à d'assez grandes distances dans le sens longitudinal. Mais de ce que les tissus internes d'un tronçon de racine sont occupés sur une certaine longueur, on ne peut pourtant pas déduire que les filaments, logés dans ces cellules, émanent tous d'un seul point d'infection. Il arrive fréquemment, au contraire, que les zones provenant d'infections rapprochées s'élargissent progressivement et finissent par confondre leurs limites, de sorte que la ligne de démarcation disparaît. Pour distinguer sûrement les uns des

---

1) Bot. Centralbl., 1885, Bd. XXI, p. 311; Pl. I, fig. 5.
2) Pringsheim's Jahrb., Bd. XX, Pl. XX, fig. 8.
3) Annales, T. V, p. 113.

autres les divers points d'entrée, il est nécessaire de faire des coupes minces en série. Mais cette méthode, tout en rendant de grands services, est beaucoup trop lente pour être toujours applicable.

Tout d'abord le nombre des infections doit varier avec les qualités nutritives du sol, puisque c'est d'elles que dépend la vigueur du champignon dans ce milieu. Toujours est-il que chez certaines plantes les points d'infection sont rares, tandis que chez d'autres ils sont très rapprochés.

Parmi ces dernières, c'est bien le *Disporum* qui en montre le plus grand nombre, puisque le filament qui rampe sur la surface de l'épiderme, envoie une courte branche dans presque toutes les cellules qu'il touche. (Pl. XIV, fig. 3).

Les mamelons et les racines à croissance intermittente, dont nous reparlerons dans le chapitre suivant, peuvent aussi nous renseigner sur la multiplicité des infections dans une même racine. En effet, il n'existe ancune communication directe entre l'endophyte d'un article ou mamelon, et celui de l'article ou mamelon suivant; chacun d'eux a donc été infesté séparément par les filaments libres du champignon.

La seule plante qui du premier coup d'œil nous permet de nous faire une idée du nombre des endroits d'infection, est le *Coffea*; mais il faut alors avoir recours au traitement que nous avons mentionné dans le chapitre précédent (pag. 116): l'immersion des racines vivantes dans une forte solution d'hydrate de potassium, ce qui colore en rouge foncé le contenu des cellules habitées par l'endophyte, et celui de quelques autres cellules voisines. La figure 2 de la planche V fait voir l'effet du réactif lorsqu'on l'applique à des racines qui sont infectées depuis quelque temps: sur une longueur déterminée certaines parties prennent une coloration rouge, tandis que le reste devient jaune. Quand on plonge dans la solution de potasse de jeunes racines qui viennent seulement d'être infectées, on y voit apparaître un grand nombre de petites taches rouges, dont chacune correspond à un seul point d'infection. Les figures 3—7 de la même planche représentent quelques-unes de ces

racines, prises à des plantes cultivées en pot. Lorsque ces taches s'agrandissent et que leurs limites se touchent, les différents points d'infection ne sont plus séparés; et l'on ne voit plus alors que des tronçons qui se colorent uniformément en rouge, comme dans la figure 2, déjà citée.

Parmi les auteurs qui se sont occupés des endophytes, c'est M. Treub [1]) seul qui nous fournit des indications sur ce sujet. Il s'agit de l'hôte du *Lycopodium Phlegmaria*. Après avoir mentionné que les propagules sont „quelquefois si nombreux, qu'ils masquent presqu'entièrement la surface de la branche du prothalle", l'auteur affirme que chaque propagule s'infecte séparément, puisque l'endophyte ne passe jamais du prothalle à travers les pédicelles des propagules, et que ceux-ci doivent donc être infectés du dehors. Chacun des nombreux propagules présente donc au moins un point d'infection.

C'est partout aux parties jeunes des racines que l'endophyte s'attaque de préférence; et même il entreprend souvent des parties qui sortent à peine du stade de méristème. Dans quelques cas, par exemple chez une racine de *Schismatoglottis* (petite *Aroïdée* terrestre), nous avons vu pénétrer un filament à 0,3 millimètre du sommet, dans une région où l'épiderme venait d'être privé de la coiffe. Nous n'avons cependant jamais remarqué que des filaments passaient par les cellules de la coiffe pour entrer ensuite dans les parties méristématiques de la racine; c'est seulement dans les cas (p. ex. *Dysoxylum*, voir Pl. XI, fig. 13) où des lambeaux de la coiffe restent longtemps attachés en divers points de l'épiderme, qu'on voit des hyphes traverser ces débris.

Les filaments du champignon, avant d'aller se nicher dans des organes souterrains, exercent un choix réel ou apparent, parmi les plantes environnantes. Le fait est qu'au milieu d'un grand nombre d'espèces dont les racines sont habitées par l'endophyte, il en est d'autres, mélangées aux premières, qui ne sont jamais attaquées. M. Johow [2]) signale

---

1) Annales, T. V, p. 112.
2) Pringsheims Jahrb. Bd., XX, p. 502.

un cas analogue pour le *Wullschlaegelia* (*Orchidée* saprophyte) qui croît souvent en abondance dans les forêts des Indes Occidentales, au milieu d'autres plantes saprophytes; celui-ci seul était presque toujours inhabité. Une autre preuve, plus convaincante, de cette sélection nous est fournie par M. Treub [1]): il dit que sur les prothalles de *Lycopodium Phlegmaria* toutes leurs branches végétatives sont occupées par un endophyte, tandis que les rameaux sexuées ne le sont jamais. Les filaments libres du champignon évitent donc constamment d'attaquer ces derniers, quoiqu'ils infectent toutes les branches végétatives et tous les nombreux propagules qui sont attachés à ces branches.

Le mycélium dans le tissu radical.

Dès que l'endophyte est parvenu à se glisser dans une racine, il s'empresse d'occuper une partie de ses tissus. Dans une racine qui offrirait à elle seule toutes les particularités que nous avons observées chez les diverses plantes étudiées, on pourrait distinguer quatre régions au sein du tissu cortical primaire. Chacune est formée d'une ou de plusieurs couches de cellules. Ces régions diffèrent entre elles quant à l'aspect du champignon qu'elles hébergent.

On peut caractériser ces régions comme suit:

1° dans la région externe, les filaments ne traversent quelques cellules que pour gagner au plus tôt les tissus plus profonds;

2° l'endophyte s'étend dans les tissus, tantôt à travers les cellules, tantôt par les méats intercellulaires. C'est à ce niveau que se forment presque exclusivement les vésicules, soit dans les cellules, soit dans les méats.

3° les filaments amincis produisent, toujours dans les cellules, un grand nombre de sporangioles;

4° couches qui restent inhabitées par le champignon.

Nous ne proposons cette division que pour pouvoir mieux grouper les nombreux faits observés chez les plantes si diffé-

---

1) Annales, T. V, p. 113.

rentes que nous avons étudiées. Cependant, il va sans dire que les déviations du cas typique avec les quatre régions nettement limitées, ne sont pas rares. Quand nous parlerons des diverses régions isolément, nous aurons l'occasion de relever ces déviations du type normal.

La division en régions n'est naturellement pas applicable au *Zoöpsis* et au *Lycopodium cernuum*: pour le premier, parce que l'endophyte doit s'y développer forcément dans les poils absorbants seuls; pour le *Lycopodium*, parce que les filaments, logés exclusivement dans les méats intercellulaires, ne produisent aucun des organes que nous rencontrons d'ordinaire dans les autres plantes.

Voyons maintenant comment le champignon se comporte dans chacune des régions.

Première région.

La première région se compose ordinairement de l'épiderme, de l'exoderme et d'une ou de plusieurs couches de parenchyme [1]).

Dans la plupart des cas l'endophyte n'occupe qu'une seule cellule de l'épiderme ainsi qu'une seule de l'exoderme; il s'élargit peu à peu en passant dans les couches sous-jacentes, de sorte qu'il se loge souvent dans deux cellules de la première couche de parenchyme (*Coffea*, Pl. VI, fig. 1; *Lecanorchis*, Pl. XIII, fig. 3), et dans trois ou quatre cellules d'une des couches suivantes *Rauwolfia*, (Pl. XI, fig. 9). Ce n'est cependant qu'à son entrée dans la région suivante que l'endophyte s'étend tout de suite à de grandes distances dans les tissus.

Le filament mycélien ne fait qu'un seul tour ou bien un nœud très lâche, souvent de forme assez régulière, dans chacune des cellules occupées de la première région. Les figures 12 et 13 de la planche VII, qui se rapportent au *Pandanus*, peuvent servir d'exemple, ainsi que la figure 1 de la planche VI, représentant une coupe longitudinale d'une racine de *Coffea*.

Les rapports entre le champignon et son hôte ne sont pas toujours de nature si simple, et chez diverses plantes chacune

1) Pour les *Orchidées* l'ensemble des couches du voile comptent pour l'épiderme dont d'ailleurs elles dérivent.

des couches de la première région montre des particularités intéressantes.

Dans l'épiderme d'abord, le filament, au lieu de ne décrire qu'un simple tour de spire ou un nœud assez lâche, forme parfois une pelote qui est peu serrée chez le *Psilotum* (Pl. XIII, fig. 7), mais qui est ailleurs constituée par un tel nombre de filaments, que la cellule en est tout à fait remplie. Les cellules épidermiques habitées du *Lecanorchis* (Pl. XIII, fig. 2, 3 et 6) nous présentent ce cas. Si la cellule infestée est allongée en poil radical, les éléments du champignon évitent cependant cette partie de la cellule.

Chez le *Disporum*, le filament qui vient d'entrer dans l'épiderme va produire d'abord quelques branches de forme bizarre, avant de pénétrer plus avant dans le tissu. (Il me semble qu'il se forme parfois sur ces branches, ou à leurs extrémités, des corps à peu près sphériques à paroi fortement épaissie; je n'ai cependant pas encore pu élucider ce point).

Dans quelques autres plantes le filament, au lieu de passer directement dans l'exoderme, parcourt d'abord un grand nombre de cellules épidermiques, sous la forme d'une hyphe assez épaisse; celle-ci est à peu près droite et se ramifie de temps en temps. Ce sont ces branches qui vont s'enfoncer ensuite dans l'exoderme. Cette façon de procéder, qui se rencontre chez le *Coffea* (Pl. VI, fig. 1), chez le *Calamus* (Pl. XII, fig. 9*b*) et chez l'*Ostodes*, dépend, au moins en partie, de la présence dans l'exoderme des „cellules de passage" dont nous parlerons tantôt.

Chez le *Coffea* et le *Calamus* les autres branches de ces hyphes forment, assez rarement il est vrai, un renflement terminal. Celui-ci s'isole à l'aide d'une cloison et se remplit bientôt de matières nutritives (surtout d'huile), tandis que sa paroi s'épaissit parfois beaucoup; on pourrait donc le comparer à un kyste. Les renflements n'occupent souvent qu'une partie de la cellule épidermique (comme c'est le cas pour le *Coffea*, Pl. VI, fig. 5 et pour le *Calamus*); seulement dans la première de ces plantes ils se gonflent parfois d'une telle manière, qu'une seule cellule ne leur suffit plus; alors, après avoir fait disparaître les

cloisons séparatrices, ils arrivent à occuper plusieurs cellules; les figures 6, 7 et 8 de la planche VI en montrent trois qui se trouvent dans ce cas. Ils sont sans doute analogues aux „vésicules" qui se forment souvent au bout des filaments dans les tissus plus profonds, et servent probablement, comme elles, à la propagation du champignon.

M. Treub [1]) a observé en outre, chez les prothalles du *Lycopodium Phlegmaria*, des filaments qui se comportent tout autrement que chez aucun des endophytes étudiés par moi: „Un ou deux de ses filaments percent la paroi du pied, *à côté* du poil, et s'en vont croître en liberté.... Une fois sorti, ces filaments rampent le long du poil; il se ramifient et forment finalement un réseau de filaments entortillés autour du poil.

„Ce que je viens de décrire est tellement constant, qu'il faut longtemps chercher avant de trouver un pied de poil absorbant exempt de filaments".

Nous disions plus haut que chez certaines plantes les filaments passent par plusieurs cellules épidermiques, avant de gagner les tissus sous-jacents. Ce sont celles qui contiennent dans l'exoderme des cellules spéciales, traversées par les filaments à l'exclusion de toutes autres, quand ils s'apprêtent à envahir les tissus profonds. A cause de cette particularité nous les appelons ici „cellules de passage".

Parmi les plantes étudiées nous avons rencontré ces éléments chez le *Calamus*, chez toutes les *Orchidées* (dans la couche qui avoisine le voile ou dans l'épiderme), enfin chez *Acronychia*, *Ostodes*, *Myrsine*, *Coffea* et *Viburnum*. La présence de cellules spéciales dans la couche exodermique est d'ailleurs bien connue pour les racines des *Orchidées* et des *Aroïdées* depuis les recherches de M. Oudemans [2]) et de M. Leitgeb [3]). M. Juel [4]) a signalé en

---

1) Annales; T. V, p. 112.

2) Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen; Verh. der Kon. Ak. van Wetensch. te Amsterdam, 1869, Dl. IX.

3) Die Luftwurzeln der Orchideen; Denkschr. der Acad. der Wiss. in Wien, 1865, Bd XXIV.

4) Beiträge zur Kentniss der Hautgewebe der Wurzeln; Meddelanden fran Stockholms Högskola; no. 18, 1884; Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Band IX, no. 9

outre un grand nombre de plantes chez lesquelles l'exoderme est formé d'éléments alternativement longs et courts comme chez les *Orchidées*. Les derniers correspondent à nos cellules de passage. Ces cellules ne sont pas seulement caractériseés par leur faible longueur: souvent elles présentent encore d'autres particularités. Ainsi chez beaucoup d'*Orchidées* (comme M. Juel le mentionne aussi) les parois des cellules longues sont épaissies et lignifiées, tandis que les membranes tangentielles des cellules courtes sont minces et de nature cellulosique. Chez elles c'est toutefois la différence de longueur qui est la plus manifeste.

Chez d'autres plantes ce sont, au contraire, justement les cellules de passage qui ont leur paroi externe renforcée tandis que toutes les cellules voisines ont des membranes minces.

Cet épaississement peut être assez considérable, comme c'est le cas chez le *Coffea* (Pl. VI, fig. 1, 5 et 13), et plus encore chez l'*Ostodes*, ou bien il est moins accusé, comme chez le *Lecanorchis*, (Pl. XIII, fig. 3, 6), chez l'*Acronychia* (Pl. X, fig. 11) et chez le *Rauwolfia* (Pl. XI, fig. 7, 8, 9).

La différence entre les cellules de passage et les autres éléments de l'exoderme est encore plus grande chez le *Myrsine* (Pl. XII, fig. 11, 12). Chez cette plante toutes les membranes de séparation entre les cellules exodermiques et les cellules épidermiques, sont fortement épaissies. Mais tandis que chez les autres cellules de l'exoderme, l'épaississement est de nature cellulosique et appartient exclusivement à la partie exodermique de cette membrane, au-dessus des cellules de passage c'est au contraire sa partie épidermique qui se gonfle, de sorte qu'elles sont recouvertes d'une calotte hémisphérique. Celle-ci est souvent si haute, qu'elle va toucher la membrane opposée de la cellule. La calotte, de teinte jaunâtre, n'est peut-être pas tout à fait un véritable épaississement; elle a plutôt l'air d'une matière mucilagineuse, qui s'est gonflée au contact de l'eau.

Une seconde différence entre les cellules de passage du *Myrsine* et les autres éléments de l'exoderme, consiste en ce que ces derniers contiennent beaucoup de tannin, matière qui fait entièrement défaut aux cellules de passage. Nous verrons plus

loin que les filaments de l'endophyte évitent constamment les cellules à tannin.

Les plus curieuses, au point de vue anatomique, sont cependant les cellules de passage du *Calamus* (Pl. XII, fig. 9*a*, *b*). Les cellules de l'épiderme de cette plante sont isodiamétriques, tandis que celles de l'exoderme ont une forme très allongée. Quelques-unes de ces dernières (environ une sur quinze) se divisent ultérieurement par des cloisons transversales en une huitaine de cellules courtes. Comme les filaments de l'endophyte passent exclusivement par ces cellules courtes, on peut les considérer comme analogues aux cellules de passage des autres espèces.

Les fibres corticales (des deux couches) qui sont situées précisément en dessous des cellules exodermiques cloisonnées, sont divisées également en quatre ou cinq cellules, alors que les fibres voisines restent indivises. C'est exclusivement par les fibres cloisonnées que passent les filaments.

Proportionnellement au nombre des autres éléments de l'exoderme, celui des cellules de passage est très variable. Parfois les éléments longs et courts alternent assez régulièrement, de sorte qu'ils sont en nombre à peu près égal. M. Juel donne un grand nombre d'exemples de ces cas; je ne l'ai observé que chez les *Orchidées*, et chez le *Rauwolfia* (Pl. XI, fig. 7, 9, 10).

Chez *Myrsine* et *Acronychia* ces cellules ne sont pas si nombreuses que chez les plantes précédentes. Ailleurs il y en a encore moins; ainsi chez le *Calamus*, comme nous l'avons déjà dit, il y en a une cellule exodermique divisée sur environ quinze qui ne le sont pas; le *Coffea* et l'*Ostodes* ne montrent que çà et là des cellules de passage, isolées au milieu des autres.

Dans la couche exodermique de l'*Ostodes* et de l'*Acronychia* il y a des endroits où le nombre relatif de cellules de passage est beaucoup plus grand qu'en d'autres, de sorte que ces éléments sont distribués par groupes. Cependant il est assez rare que deux cellules de passage se touchent.

La rareté relative de ces cellules dans l'exoderme des dernières plantes fait qu'un filament mycélien doit souvent parcourir

un grand nombre de cellules épidermiques, avant de rencontrer une cellule au travers de laquelle il puisse s'enfoncer à l'intérieur. Chemin faisant le filament se ramifie plusieurs fois de suite, probablement pour trouver plus vite la cellule qu'il convoite. Cette disposition des hyphes de l'endophyte dans les trois plantes citées est indiquée pour le *Coffea* sur les figures 1, 3, 4, 5, 7, 8 de la planche VI, et pour le *Calamus* sur la figure 9*b* de la planche XII.

J'ai déjà fait observer dans le chapitre précédent que la paroi externe des cellules de passage infestées du *Lecanorchis*, produit régulièrement des appendices cellulosiques sous forme de cylindres; on ne les voit que fort rarement sur la paroi latérale (Pl. XIII, fig. 6).

A quoi tient la prédilection si accusée que les filaments mycéliens montrent pour les cellules de passage? Est-ce parce qu'elles exercent une attraction sur ces hyphes, tandis que les autres cellules de la même couche n'ont aucune influence sur eux, ou bien est-ce parce que ces dernières repoussent les filaments?

Il nous paraît bien probable que c'est tantôt l'une, tantôt l'autre de ces actions qui entre en jeu. Pour ce qui est de l'attraction qu'exerceraient les cellules en question, on sait, surtout d'après les recherches récentes de M. Miyoshi [1]), que les hyphes des champignons sont attirées par certaines substances solubles (saccharose, dextrose, extrait de viande, peptone, dextrine, sels neutres de l'acide phosphorique et sels ammoniacaux), et qu'elles sont repoussées par d'autres (acides, alcalis, alcool, certains sels, substances vénéneuses). La présence de semblable[s] matières attractives dans les cellules de passage seules expliquerait donc suffisamment la conduite des filaments. Cependant, tant que la présence de ces substances n'y a pas été démontrée, l'explication reste purement hypothétique. Disons toutefois que les cellules de passage contiennent toujours plus de protoplasme que leurs voisines de la même couche

1) Ueber Chemotropismus der Pilze; Botan. Zeitung, 1894, Heft 1.

(qui semblent souvent ne renfermer qu'un liquide tout à fait transparent); il est donc vraisemblable que le chimiotropisme positif intervient pour indiquer aux filaments le chemin qu'ils ont à suivre.

Le *Myrsine* nous offre un cas un peu différent: ici les autres cellules de la couche exodermique exercent peut-être une répulsion sur les hyphes, à cause du tannin qu'elles renferment. Nous verrons plus loin que partout les filaments mycéliens évitent constamment d'entrer dans les cellules parenchymateuses qui contiennent cette substance.

Et ce ne sont pas seulement les filaments de l'endophyte qui subissent l'influence attractive des cellules de passage; les hyphes d'autres champignons ne la ressentent pas moins. Les racines du *Rauwolfia* m'en ont donné une preuve convaincante.

Elles étaient infestées en divers endroits, non seulement par l'endophyte ordinaire, mais en outre par un second champignon, probablement parasite. Les filaments forment d'abord un peu de tissu pseudoparenchymateux sur l'épiderme (Pl. XI, fig. 7); puis ils s'enfoncent dans une des cellules sous-jacentes. Au sortir de l'exoderme les hyphes se dirigent dans toutes les directions à travers les cellules des tissus internes de la racine, à peu près en ligne droite. Pour traverser l'exoderme, ils choisissent toujours la cellule de passage la plus proche, quoiqu'ils s'y présentent souvent en telle quantité qu'ils doivent se presser les uns contre les autres (fig. 7 et 8). Jamais les autres cellules de l'exoderme ne sont perforées.

Est-ce que ces cellules de passage de l'exoderme auraient acquis leurs qualités attirantes ou repoussantes dans le but de diriger les filaments de l'endophyte vers les points les plus favorables. Cette explication est fort séduisante; néanmoins il me paraît prudent de ne pas y attacher trop d'importance, aussi longtemps qu'on n'aura pas démontré l'utilité de l'endophyte pour la racine infestée.

Les filaments qui viennent de traverser la couche exodermique, vont se loger ensuite, du moins chez la plupart des plantes examinées (45 sur 67), dans des cellules d'une ou de

plusieurs des couches sous-jacentes, qui sont le plus souvent parenchymateuses. Chez d'autres, ces couches n'appartiennent plus à la première région, mais à la suivante. Nous parlerons tantôt de ces cas-ci.

L'endophyte n'occupe dans la première couche du parenchyme (celle qui touche à l'exoderme) qu'un nombre assez restreint de cellules: d'ordinaire il n'en infeste qu'une ou deux (*Coffea*, Pl. VI, fig. 1; *Rauwolfia*, Pl. XI, fig. 9; *Dysoxylum*, Pl. XI, fig. 13; *Lecanorchis*, Pl. XIII, fig. 2, 3; *Phajus*, Pl. XV, fig. 3). Dans les couches suivantes du parenchyme (de cette région) l'endophyte occupe environ autant de cellules que dans la première.

Les cellules habitées n'offrent rien de bien remarquable. Les filaments, souvent assez épais, entrent en nombre plus ou moins grand et forment des pelotes assez lâches, tout en ne se ramifiant que rarement. Pour l'endophyte ces cellules ne sont donc que des haltes.

La couche parenchymateuse externe du *Disporum* composée de cellules beaucoup plus grandes que celles des autres couches, montre deux faits assez remarquables, qu'aucune autre plante ne présente.

Ce sont en premier lieu les appendices en forme de doigt de gant, produits par les filaments épais qui traversent cette couche pendant leur course centripète.

Avant de percer la membrane interne des cellules, les filaments fournissent trois ou quatre excroissances, plus ou moins longues, à membranes assez fortes, qui se courbent en arrière, comme le font voir les figures 1 et 2, et surtout la figure 4, de la planche XIV. Elles ne subissent aucun changement ultérieur.

Très curieux aussi, des renflements qui sont spéciaux au *Disporum*. Ils naissent sur les bouts de filament qui quittent la seconde couche du parenchyme (la seule où se forment les sporangioles) et qui retournent vers les cellules de la première couche. A peine les filaments sont-ils arrivés dans celles-ci qu'ils cessent de s'allonger; en même temps la paroi du sommet se gonfle en un gros corps sphérique ou réniforme, qui est d'abord incolore, puis brun ou même noir. Finalement le con-

tenu du sac disparaît et la membrane s'affaisse. (Pl. XIV, fig. 2, 6*a*—*l*). La description détaillée que j'ai donnée de ces étranges organes dans le chapitre précédent, me dispense de m'y arrêter ici.

De toutes les plantes que j'ai étudiées, celle-ci est la seule chez laquelle les filaments retournent vers la surface, après avoir pénétré dans les couches profondes.

Cette première région, dans laquelle l'endophyte ne fait que passer, est composée de couches dont le nombre varie avec les diverses plantes. Pour les racines d'une même espèce ce nombre est cependant assez fixe, surtout quand il est peu élevé.

Les éléments qui composent ordinairement cette région sont: l'épiderme, l'exoderme et une ou plusieurs couches de parenchyme. Dans les cas où le tissu cortical renferme une gaîne d'autres éléments, dans lesquels l'endophyte ne se développe pas ou guère, cette gaîne est comprise aussi dans la première région. Il en est ainsi chez le *Pithecolobium* pour l'anneau de cellules à tannin qui se présente ordinairement dans ses racines (Pl. X, fig. 14; Pl. XII, fig. 13), chez le *Selaginella* (Pl. IX, fig. 14), le *Pandanus* (Pl. VII, fig. 12, 13) et le *Calamus* (Pl. XII, fig. 9*b*) pour les fibres corticales. Les filaments évitent toujours ces éléments chez le *Selaginella*, et c'est pourquoi ils passent dans les méats très étroits au moment où ils atteignent les couches de fibres. Mais chez les deux autres plantes les filaments vont se loger tout de même dans les fibres, seulement ils en sortent immédiatement de l'autre côté sans guère y avoir fait de détours.

En présence d'un anneau de collenchyme, comme on le trouve chez le *Pygaeum* (Pl. XI, fig. 1), les filaments se comportent de même. Ils le traversent, presque sans s'étendre en largeur, aussi bien à travers les cellules que par la voie des méats; et l'endophyte ne prend son développement définitif qu'immédiatement en dessous de la gaîne.

Au milieu des cellules parenchymateuses de ces couches, se trouvent souvent quelques éléments isolés, qui sont toujours évités par l'endophyte. Les cellules à tannin, celles qui con-

tiennent des cristaux (*Lecanorchis*, Pl. XIII, fig. 3) [1]) et souvent aussi les fibres corticales isolées (*Pothos*) sont dans ce cas. Les canaux sécréteurs du *Dysoxylum*, situées au niveau de la seconde ou de la troisième couches de parenchyme (Pl. XI, fig. 13) ne sont jamais infestées non plus.

M. Johow [2]) mentionne enfin qu'il n'a jamais vu de filaments entrer dans les cellules à parois subérifiées du *Voyria*.

Quant au nombre des couches qui constituent la première région, nous en avons trouvé 8 chez le *Pygaeum* (Pl. XI, fig. 1) et 7 chez le *Pithecolobium* (Pl. X, fig. 14, Pl. XII, fig. 13). Le *Michelia*, le *Dysoxylum* et le *Talaumá* en ont 6, ainsi que le *Selaginella*; mais chez le dernier les trois couches internes forment la gaîne de fibres corticales (Pl. IX, fig. 14). Sept plantes ont 5 couches dans la première région: *Acronychia* (Pl. X, fig. 11, 12), *Rauwolfia* (Pl. XI, fig. 9) [3]), *Elettaria*, *Marlea*, *Manglietia*, *Dendrobium* [4]) et le rhizome de *Myrmechis* (Pl. XV, fig. 24). Chez 12 plantes il y a quatre couches, entre autres chez *Pandanus*, (Pl. VII, fig. 12, 13), *Vernonia*, *Curculigo*, *Pothos*, *Ophioderma* (Pl. IX, fig. 12), *Calamus*, *Vitis*); 21 plantes en ont 3, par exemple: *Begonia*, *Ficus*, *Impatiens*, *Cotylanthera* (Pl. IX, fig. 9), *Lecanorchis* (Pl. XIII, fig. 2, 3), *Datura*, *Acer*, *Disporum* (Pl. XIV, fig. 2, 3), *Coffea* (Pl. VI, fig. 1); *Podocarpus*, *Phajus* (Pl. XV, fig. 3); 12 espèces n'ont que 2 couches; entre autres: *Melastoma*, *Cyathea*, *Myrsine*, (Pl. XII, fig. 11), *Viburnum*, *Casuarina*, *Gonyanthes*. Quatre plantes ont seulement une couche dans la première région: *Lycopodium Phlegmaria*, *Psilotum* (Pl. XIII, fig. 7), *Thismia* (Pl. XIV, fig. 7) et *Solanum*. Enfin chez le *Rhododendron* et le *Vaccinium*, comme nous le verrons bientôt, l'endophyte se développe exclusivement dans l'épiderme, sans entrer dans la seconde des deux couches qui constituent le tissu

---

1) Les grandes cellules qui composent la première couche de parenchyme du *Disporum*, contiennent cependant toujours, qu'elles soient infestées ou non, une petite quantité de raphides; les filaments n'évitent donc pas toutes les cellules à cristaux.

2) Pringsheim's Jahrb.; Bd XVI, p. 431; Taf. XVII, fig. 15*b*.

3) La figure citée a été dessinée d'après une coupe d'une racine plus épaisse.

4) Nous comptons ici le voile des *Orchidées* pour une seule couche.

cortical de la racine. Le contenu des cellules infestées de l'épiderme n'est cependant pas toujours le même: quelques-unes d'entre elles ne renferment qu'une pelote de filaments, tandis que d'autres hébergent les sporangioles.

Chez toutes les 39 plantes (des 64 espèces étudiées)[1]) qui ont une, deux ou trois couches dans la première région, les filaments du champignon passent exclusivement à travers les cellules, sans jamais entrer dans les méats intercellulaires voisins.

Dans les autres plantes, au nombre de 25, les hyphes ne se développent exclusivement dans les cellules qu'aussi longtemps qu'elles se trouvent dans les deux ou trois couches externes du tissu cortical. Pendant la suite de leur course à travers la première région elles se comportent d'une autre manière, de sorte qu'il se présente les trois cas suivants:

1°. Tous les filaments passent par les cellules, sans entrer jamais dans les méats intercellulaires. C'est ce qui existe chez les seize plantes suivantes:

Elaeocarpus, *Polyosma*, *Vernonia*, *Curculigo*, *Pothos*, *Echinocarpus*, *Ostodes*, *Vitis*, *Acronychia*, *Elettaria*, *Marlea*, *Manglietia*, *Dendrobium*, *Myrmechis*, *Michelia*, *Talauma*.

2°. Tous les filaments passent dans les méats intercellulaires. Ce n'est que chez quatre plantes que se présente ce cas:

Pithecolobium, *Schismatoglottis*, *Ophioderma*, *Selaginella*.

3°. Une partie des filaments s'insinue dans les méats, tandis que l'autre gagne les cellules de proche en proche. Cinq plantes nous en offrent des exemples:

Rauwolfia[2]), *Dysoxylum*, *Pygaeum*, *Pandanus*[2]), *Calamus*[2]).

Deuxième région.

Les filaments qui viennent de quitter la première région, sans guère y avoir séjourné, semblent atteindre maintenant un

---

1) Les cinq *Conifères* étudiées se ressemblent tellement à ce point de vue, que nous ne compterons ici que le *Podocarpus* seul.

2) Nous avons dû omettre les filaments intercellulaires dans les figures qui ont rapport au *Rauwolfia*, au *Pandanus* et au *Calamus*, pour ne pas trop compliquer ces dessins.

milieu plus favorable à leur développement, puisqu'ils commencent à s'étendre en largeur, dès qu'ils gagnent la limite de la région suivante. Celle-ci n'est cependant pas toujours la deuxième, puisqu'elle manque chez un assez grand nombre de plantes, comme nous le verrons bientôt.

Les filaments qui sont chargés de propager l'endophyte dans les tissus de l'hôte, se comportent diversement suivant les espèces. On peut distinguer les trois cas suivants:

1°. Les filaments habitent exclusivement l'intérieur des cellules;

2°. ils se logent dans les cellules, tout aussi bien que dans les méats voisins;

3°. ils n'occupent que les méats intercellulaires.

Nous traiterons maintenant séparément chacun de ces cas.

Parmi les plantes qui font partie du premier groupe (les filaments n'habitant que l'intérieur des cellules), il y en a chez lesquelles la deuxième région est très nettement délimitée, tandis qu'elle manque entièrement chez les autres. Dans les premières les filaments s'étendent d'abord dans les cellules de cette seconde région, avant d'infecter les éléments sous-jacents, qui forment la troisième région. Nous avons observé ce cas dans les douzes plantes qui suivent:

Podocarpus, *Lecanorchis* (Pl. XIV, fig. 2, 3), *Phajus* (Pl. XV, fig. 3), *Myrmechis* (Pl. XV, fig. 24), *Thismia* (Pl. XIV, fig. 7), *Sciaphila*, *Casuarina*, *Celtis*, *Manglietia*, *Talauma*, *Liquidambar*, *Solanum*.

Ce sont donc les plantes qui portent des racines à croissance intermittente (*Podocarpus*, *Casuarina*, *Celtis*, *Liquidambar*), quelques *Orchidées* (*Lecanorchis*, *Phajus*, *Myrmechis*), les plantes saprophytes (*Lecanorchis*, *Thismia* [1]), *Sciaphila*) et trois autres plantes, qui montrent la deuxième région comme couche nettement délimitée.

Cette région se compose ordinairement d'une seule couche de cellules (*Podocarpus*, *Lecanorchis*, *Sciaphila*, *Casuarina*, *Celtis*,

1) Le *Gonyanthes*, autre *Burmanniacée* saprophyte, nous montre aussi cette seconde région; seulement, comme elle héberge à la fois des filaments intracellulaires et des filaments intercellulaires, cette plante compte parmi celles du second cas.

Liquidambar, *Solanum*). On en trouve cependant une ou deux chez *Talauma*, deux chez *Manglietia*, deux à trois chez *Phajus* et quatre chez *Thismia*, quoique chez cette plante-ci la limite entre cette région et la suivante n'est pas bien nettement visible.

Dans le *Thismia* il existe des différences entre les diverses couches qui constituent la seconde région, comme le montre la figure 7 de la planche XIV. La couche externe (c'est ici l'exoderme) ne contient qu'un seul filament assez épais, qui parcourt toutes les cellules de cette couche, presque sans décrire de nœuds et en ne se ramifiant que très rarement. Les couches suivantes renferment des pelotes, fortement serrées, de filaments plus fins; mais dans les deux assises internes on trouve en outre des vésicules.

La plupart des filaments qui occupent la deuxième région du *Sciaphila* ont une forme assez caractéristique: d'un côté leur surface est lisse, mais du côté opposé ils portent un grand nombre d'excroissances fort petites, qui leur donnent une forme crénelée. On trouve des hyphes quelque peu analogues chez le *Gonyanthes*, mais leurs excroissances sont en général plus grandes et distribuées tout autour des filaments, de sorte que ceux-ci prennent la forme de longues pralines.

Chez le *Cyathea*, le *Begonia* et quelques autres plantes, on observe parfois dans la couche la plus externe de la troisième région, quelques cellules qui contiennent seulement des tortils de filaments, comme ceux qui remplissent les cellules de la seconde région chez d'autres plantes. On les voit exclusivement auprès des endroits d'infection, de sorte qu'elles constituent une sorte de deuxième région incomplète.

Dans le cas où les hyphes mycéliennes se logent uniquement dans les cellules, et où la deuxième région fait défaut, l'extension de l'endophyte a lieu dans la troisième région. C'est alors ici que les filaments passent de cellule en cellule. Nous avons observé ce cas chez 17 des plantes étudiées, soit chez:

Cyathea, *Disporum*, *Dendrobium*, *Ficus*, *Michelia*, *Flacourtia*, *Eurya*, *Acer*, *Heptapleurum*, *Polyosma*, *Melastoma*, *Myrsine* (Pl. XII, fig. 11),

Ehretia, *Argostema*, *Cotylanthera* (Pl. IX, fig. 9), *Nauclea*, *Coffea* (Pl. VI, fig. 1, 9, 10).

Aux plantes que nous avons nommées comme exemples du premier des cas cités, on devrait encore ajouter le *Psilotum* et le *Lycopodium Phlegmaria*. Chez eux aussi les filaments gagnent toujours les cellules du tissu interne de proche en proche, mais comme l'endophyte qui infeste ces plantes ne semble pas produire de sporangioles, il reste indécis si le tissu occupé doit être regardé comme la deuxième, ou bien comme la troisième des régions que nous distinguons chez les autres plantes.

Le deuxième cas, dans lequel les filaments qui sortent de la première région se logent dans l'intérieur des cellules tout aussi bien que dans les méats intercellulaires, ne se présente que chez le seul *Gonyanthes*. Des six couches qui composent cette région, cinq seulement renferment des pelotes denses de filaments, tandis la sixième ne renferme qu'une seule hyphe, plus épaisse, qui ne fait pas de nœuds et qui se ramifie trop rarement pour former une pelote. Les cinq couches externes ne sont cependant pas non plus équivalentes entre elles: les filaments qui remplissent les cellules des deux premières assises (de forme allongée) ne portent pas de vésicules; celles-ci ne se trouvent que dans les trois couches suivantes et manquent de nouveau dans la sixième couche.

Dans le troisième des cas cités, où les filaments ne vont occuper que les méats intercellulaires, la deuxième région doit forcément manquer comme couche séparée.

La propagation de l'endophyte dans les tissus de son hôte commence néanmoins dès que les hyphes sortent de la première région. Elle s'effectue alors à la limite de la troisième région, ainsi que dans celle-ci, au moyen de filaments intercellulaires qui se glissent souvent en nombre assez grand (Pl. XI, fig. 2, 3) entre les cellules. Ce cas-ci est plus fréquent que les deux autres; il se présente chez les 30 plantes dont les noms suivent:

Selaginella (Pl. IX, fig. 14, 15), *Ophioderma* (Pl. IX, fig. 12), *Calamus*, *Pothos*, *Elettaria*, *Echinocarpus*, *Elaeocarpus*, *Acronychia*, *Dysoxylum*, *Turpinia*, *Vitis*, *Ostodes*, *Marlea*, *Begonia*, *Casearia*,

Eugenia, *Helicia*, *Pygaeum*, *Pithecolobium*, *Symplocos*, *Datura*, *Coleus*, *Rauwolfia*, *Piddingtonia*, *Viburnum*, *Vernonia*, *Curculigo*, *Pandanus*, *Schismatoglottis*, *Impatiens*.

Dans les quatre plantes que nous nommons en dernier lieu, l'endophyte se comporte un peu autrement qu'ailleurs. La différence consiste en ce que le champignon envoie dans les méats intercellulaires qui séparent la première région de la troisième, un grand nombre de filaments très forts (chez le *Schismatoglottis* ils atteignent jusqu'à une épaisseur de 20 μ), gorgés de protoplasme, qui se répandent, à ce niveau, dans toutes les directions et à d'assez grandes distances. On a l'impression que l'endophyte tient à envahir aussi complètement que possible cette région déterminée, avant de pénétrer plus avant dans les tissus internes.

Chez les autres plantes que nous venons d'énumérer les filaments se répandent tout autant dans les méats voisins de la troisième région, mais les filaments épais font défaut.

J'ai mentionné plus haut les „vésicules", organes caractéristiques qui accompagnent souvent les hyphes aux endroits où elles envahissent avec le plus de vigueur les tissus de la racine.

Elles se forment par le gonflement apical de filaments; leurs dimensions varient pour les diverses espèces, et même dans chaque plante leur grandeur n'est pas constante. Elles semblent souvent ne pas s'isoler par une cloison des filaments qui les portent, ou du moins cette cloison ne se forme que très tard. La paroi de la vésicule, d'abord mince, s'épaissit ensuite; elle peut atteindre dans certains cas une grosseur assez considérable, comme on le voit dans la figure 7 de la planche VII, relative au *Podocarpus*. A la fin la membrane prend souvent une teinte brune; j'ai observé ce fait chez le *Pandanus*, le *Thismia* et bien d'autres.

Depuis le début, elles contiennent beaucoup de protoplasme. Les vacuoles qu'on y rencontre d'abord, disparaissent bientôt et les vésicules sont alors remplies entièrement d'une masse granuleuse. A la fin elles sont gorgées de matières nutritives, parmi lesquelles l'huile occupe la première place. Les renfle-

ments sphériques qu'on trouve dans plusieurs cellules du *Psilotum* (Pl. XIII, fig. 8*b*, *c*, *d*) renferment quelques corps de forme anguleuse; ceux-ci consistent en une matière très réfringente qui est peut-être de nature albumineuse. Je ne puis affirmer cependant que ces renflements sont analogues aux vésicules observées chez les autres plantes.

Les vésicules n'existent pas dans toutes les plantes examinées. Parmi les 68 plantes infestées il n'y en a que 21 où je les aie trouvées. Elles occupent tantôt les cellules (13), tantôt les méats intercellulaires (6), tandis que chez deux plantes seulement, je les ai rencontrées dans les cellules aussi bien que dans les méats.

Elles sont intracellulaires chez: *Podocarpus* (Pl. VII, fig. 7, 8), *Disporum* (Pl. XIV, fig. 2)[1]) *Pandanus* (Pl. VII, fig. 14*a*, *b*), *Thismia* (Pl. XIII, fig. 7), *Gonyanthes*, *Sciaphila*, *Manglietia*, *Talauma*, *Eurya*, *Elaeocarpus*, *Solanum*, *Cotylanthera*, *Coffea* (Pl. VII, fig. 11).

On les trouve dans les méats intercellulaires chez: *Selaginella* (Pl. IX, fig. 15), *Schismatoglottis*, *Elettaria*, *Pithecolobium* (Pl. X, fig. 15)[2]), *Rauwolfia* (Pl. XI, fig. 12), *Piddingtonia*.

Chez le *Turpinia* et l'*Echinocarpus* j'ai rencontré les vésicules à la fois dans les méats et dans les cellules.

Ordinairement elles sont assez rares et peuvent donc aisément échapper aux recherches. Aussi suis-je convaincu qu'elles ne manquent pas dans la totalité des plantes où je les ai cherchées en vain; on les retrouverait sans doute chez un grand nombre d'entre elles, si on étudiait d'autres échantillons de racines. Seules les plantes saprophytes les produisent en grande quantité. Ainsi, elles sont fréquentes chez le *Gonyanthes*, le *Cotylanthera* et le *Sciaphila*, et on en trouve aussi plusieurs dans chaque coupe chez les racines du *Thismia* (Pl. XIV, fig. 7).

Les cellules qui renferment ces organes, en contiennent

---

1) Les vésicules du *Disporum* se trouvent cependant, faute de seconde région, dans la seule couche qui constitue la troisième zone.

2) Il se développe parfois aussi des vésicules sur les filaments qui sont logés dans les méats au milieu de la troisième région.

habituellement une seule, qui souvent remplit alors presque toute la cavité de la cellule (*Thismia*). Chez deux plantes il est cependant de règle qu'elles existent à plusieurs dans chaque cellule. Chez le *Psilotum* (Pl. XIII, fig. 7), en supposant que les organes en question soient vraiment des vésicules, on peut en trouver jusqu'à douze par cellule, et il y en a régulièrement trois ou quatre chez le *Gonyanthes*.

Il est très remarquable que les vésicules se présentent souvent dans tout un groupe de cellules voisines, alors que les autres n'en contiennent pas du tout. Le *Thismia* nous a fourni un exemple d'une pareille répartition (Pl. XIV, fig. 7): on y trouve souvent un groupe formé de dix à quinze cellules, dont chacune renferme une grande vésicule, tandis que ces organes manquent complètement ailleurs. Nous verrons qu'il se présente parfois quelque chose d'analogue dans les plantes où les vésicules sont intercellulaires.

Les vésicules qui habitent l'intérieur des cellules ont une forme qui re rapproche toujours plus ou moins de la sphère, comme on le voit dans les figures citées plus haut. La figure 14*b* de la planche VII représente une vésicule d'une autre forme, trouvée dans le *Pandanus*; elle est évidemment anormale.

La dimension des organes en question varie beaucoup selon les plantes qu'elles habitent: de 20 μ chez le *Cotylanthera* jusqu'à 60 μ chez le *Pandanus* et le *Thismia*.

La forme des vésicules logées dans les méats intercellulaires est toujours ovale, plus ou moins allongée selon la largeur des méats où elles vivent. Elles sont parfois quatre fois plus longues que larges, comme je l'ai observé dans le *Piddingtonia*, où elles mesurent 100 μ de longueur sur 27 μ de largeur, et dans le *Schismatoglottis* où leurs dimensions sont de 135 μ sur 35 μ. A côté de ces formes allongées on en trouve cependant, dans les mêmes plantes, d'autres qui sont beaucoup plus courtes; (chaque fois que les méats sont plus larges).

Les vésicules intercellulaires sont ordinairement plus grandes que celles qui se développent dans les cellules. Les plus petites, de 30 μ, ont été observées dans *Turpinia*; elles sont plus gran-

des chez le *Pithecolobium*, l'*Elettaria* et le *Rauwolfia*; enfin celles du *Selaginella*, qui mesurent 105 μ sur 55 μ, sont les plus grandes de toutes.

Les vésicules du *Piddingtonia*, et mieux encore celles du *Selaginella*, sont d'ordinaire rassemblées dans des régions bien limitées, de la même façon que les vésicules qui habitent les cellules du *Thismia*; en dehors des endroits où elles sont nombreuses, il faut souvent chercher longtemps avant d'en rencontrer d'autres. La figure 15 de la planche IX, relative au *Selaginella*, représente un tel groupe formé d'une quinzaine de vésicules.

Dans les racines dont l'endophyte n'envahit que des régions localisées, c'est dans les mêmes régions qu'on trouve les vésicules. Elles peuvent cependant occuper aussi d'autres cellules. Chez le *Thismia* (Pl. XIV, fig. 7), par exemple, les vésicules ne se trouvent pas seulement dans les deux couches internes (des cinq qui forment la deuxième région) mais encore dans quelques autres cellules des couches voisines, qui appartiennent, par la présence des sporangioles, à la troisième région; les limites des deux régions ne sont donc pas nettes.

Chez le *Podocarpus* (Pl. VII, fig. 7, 8), il se trouve parfois une vésicule dans une des cellules qui avoisinent l'endoderme et qui sont d'ordinaire réservées aux sporangioles; auquel cas ceux-ci ne se développent pas dans les cellules qui contiennent déjà une vésicule.

Nous avons mentionné plus haut (p. 130 et 131) qu'il se forme parfois des vésicules dans l'épiderme du *Coffea* et du *Calamus*. Les figures 5, 6, 7 et 8 de la planche VI en représentent quelques-unes; trois d'entre elles occupent plus d'une cellule épidermique.

Dans les racines qui ne présentent pas de deuxième région, les vésicules intracellulaires occupent toujours les cellules des couches externes de la troisième région (*Pandanus*, *Eurya*, *Elaeocarpus*, *Cotylanthera*, *Coffea*); de même, les vésicules intercellulaires se forment surtout à la limite externe de la troisième région ou dans les méats voisins. On ne les trouve que rarement au niveau des couches internes.

Parmi les auteurs qui ont étudié l'endophyte radical d'autres plantes, il y en a quelques-uns qui ont signalé dans les tissus infestés la présence de certains corps, sphériques ou ovales, naissant d'un gonflement apicale des hyphes. Ces corps sont donc probablement analogues aux organes appelés ici des „vésicules".

M. Bruchmann [1]) qui a observé le champignon endophyte des prothalles du *Lycopodium annotinum*, dit relativement à ces organes: „Ich finde nämlich dass viele Zellen der Schicht *l* in Figur 5 [2]) verhältnissmässig grosse kugeliche Zellkörper einschliessen. Sie sind einzeln, aber auch zu zweien und dreien in verschiedentlichen Grössen in einer Zelle anzutreffen. Diese Gebilde haben eine auffallend starke und geschichtete, sehr quellbare Membran. Einmal sind diese Körper vollkommen geschlossen und von unregelmässig geformten, eng anliegenden und ziemlich dickwandigen Pilzschläuchen umgeben .... Diese Körper dürften die reifen Oogonien des *Pythium* [3]) sein, in welchen sich je eine Oospore ausbildet, die das Oogonium ganz ausfüllt; die sie umschliessenden Hyphen würden dann, wenigstens zum Theil, die Antheridien darstellen. Doch gelang es mir nicht, eine Oeffnung in der Membran dieser Gebilde, die von der Durchbohrung der Antheridien herzuleiten wäre, mit Sicherheit zu erkennen. Kleinere kugelförmige Bildungen dieses Pilzes, mit zunächst noch unverdickten Membranen, die sich an Auszweigungen des Mycels zu bilden scheinen und von ihm umsponnen werden, lassen sich als jugendliche Entwicklungszustände solcher Reproductionsorgane deuten.....

„Im weiteren Verlaufe tritt das Mycel, in der Stärkeführende Schicht des Prothalliums, auf einmal intercellulär auf. Es bildet zwischen den Zellen einen dichten Filz von sehr feinen, farblosen Hyphen. Nur in zwei Fällen fand ich, dass es auch

---

1) Botan. Centralblatt, 1885, Bd XXI, p. 311.

2) Cette couche commence, d'après la figure citée, en dessous de l'exoderme et se compose d'environ trois assises de cellules.

3) M. Bruchmann suppose que le champignon en question appartient au genre *Pythium*.

hier zu einer Bildung von Oogonien zwischen den Zellen gekommen war".

On peut déduire de cette description que les prothalles du *Lycopodium annotinum* hébergent beaucoup de vésicules intracellulaires dans la zone correspondant à celle que nous appelons la deuxième région, tandis qu'il y en a aussi quelques-unes dans les méats du tissu interne.

M. Goebel [1]) decrit dans les prothalles du *Lycopodium inundatum* un certain nombre de: „spitzovale, derbwändige, mit grossen Oeltropfen versehene Zellen, die ich für Dauergonidien des — muthmaasslichen — *Pythium* halten möchte. Ueber ihre Weiterentwickelung vermag ich nichts an zu geben. Sie entstehen als terminale Hyphenanschwellungen, oft zu mehreren in einer Zelle des Prothalliums."

Dans les racines de l'*Angiopteris avecta* M. Kühn [2]) a aussi aperçu des renflements apicaux sur quelques filaments du champignon endophyte, comme d'ailleurs M. Schlicht [3]) les a vu dans les tissus du *Paris* et du *Ranunculus*. Les deux auteurs donnent des figures de ces renflements, de sorte qu'il n'y a pas à douter de l'analogie entre ces organes et les vésicules.

M. Mollberg [4]) semble avoir observé chez deux *Orchidées*, le *Platanthera* et l'*Epipactis*, des corps qui eux aussi sont peut-être analogues aux vésicules. Nous n'avons pas pu nous procurer le travail de cet auteur, mais M. Wahrlich dit [5]) que M. Mollberg a vu des renflements locaux d'hyphes: „es waren intercalare und auch terminale knopfförmige, aber auch lange Auftreibungen, die auf den ersten Blick wie beginnende Sporenbildungen aussahen. Diese Gebilde traten auch kettenförmig hintereinander auf, waren reicher an Protoplasma als der Fadentheil und besassen grosse Vacuolen. In der Kultur wuchsen sie wieder zu gewöhnlichen Faden aus, ohne sich zu Reproductionsorgane aus zu bilden."

---

1) Botan. Zeitung; 1887, p. 166.
2) Flora; 1889, Bd XLVII, p. 491.
3) Landwirthsch. Jahrb.; 1889, Bd XVIII, p. 484.
4) Jenaische Zeitschr. für Naturwiss; 1884, Bd XVII, p. 519.
5) Bot. Zeitung; 1886, p. 483.

Cependant ni M. Wahrlich, ni les autres observateurs, assez nombreux pourtant, ne disent avoir vu ces organes chez les *Orchidées*. Je ne les ai jamais recontrés non plus dans les tissus de ces plantes.

Lors de ses études récentes sur le „mycorhiza" du *Thismia Aseroë*, M. Groom [1]) a observé de nombreuses vésicules qui se formaient dans les cellules du „limiting layer", zone qui correspond aux couches internes de la deuxième région du *Thismia clandestina*, que j'ai étudié moi-même.

Enfin M. Poulsen donne une description d'organes analogues, trouvés dans les racines de plusieurs espèces de *Sciaphila*; le chapitre précédent (p. 86) contient une traduction de la partie du travail qui se rapporte à l'endophyte.

Quant à la fonction que les vésicules ont à remplir dans la vie du champignon endophyte, je n'en sais rien de bien précis. La grande quantité de matières nutritives qu'elles contiennent à l'état adulte, ainsi que l'épaississement de la paroi qui les revêt, indiquent cependant qu'elles constituent probablement des kystes ou des spores, organes destinés à la propagation asexuelle de l'endophyte. C'est du reste l'opinion de la plupart des auteurs qui les ont étudiées. Seul M. Bruchmann [2]), présumant que le champignon en question est une espèce de *Pythium*, a cru devoir les considérer comme des oospores.

Je n'ai pas observé que les vésicules subissent des changements après qu'elles ont atteint l'état adulte. Elles semblent donc ne pas germer dans le tissu encore vivant des jeunes racines. Il ne reste qu'à admettre qu'elles germent seulement plus tard quand l'épaississement secondaire de la racine a fait mourir les tissus corticaux primaires.

M. Mollberg assure, comme nous venons de le dire, que les renflements d'hyphes rencontrés chez les *Orchidées*, forment par la culture des filaments ordinaires. Ceci viendrait à l'appui de l'opinion que les vésicules sont des kystes.

---

1) Annals of Botany; 1895, Vol. IX, p. 338 ss.
2) l. c., p. 312.

Troisième région.

La troisième région, qui comprend toujours les couches internes du tissu infesté, renferme des organes spéciaux, probablement très importants dans la vie de l'endophyte. Le champignon occupe principalement l'intérieur des cellules de cette zone et c'est exclusivement là qu'il produit les organes en question, auxquels j'ai donné le nom de „sporangioles". Ces corps, assez caractéristiques comme on le verra bientôt, semblent constituer un des principaux organes de l'endophyte. Ils ne manquent presque jamais: je les ai retrouvés dans 66 des 69 plantes infestées: les seules plantes qui ne les possèdent pas sont les trois *Lycopodiacées* étudiées: *Psilotum*, *Lycopodium cernuum* et *Lyc. Phlegmaria*. Les *Orchidées* sont comptées dans les 66 plantes, quoiqu'elles ne contiennent pas non plus de sporangioles; ceux-ci sont remplacés par d'autres corps, beaucoup plus gros. Je ne sais pas encore d'une façon définitive si ces deux sortes d'organes sont homologues; mais comme dans les tissus les uns prennent exactement la place des autres, j'ai préféré les considérer comme étant de même nature. Je reviendrai pourtant sur ce point.

La limite entre la troisième région et la deuxième est presque toujours assez distincte; c'est seulement chez le *Thismia* et chez quelques autres espèces, où les cellules externes de la troisième zone renferment parfois des vésicules, que la délimitation est moins nette.

Les filaments qui vont infester les cellules de la troisième région proviennent parfois d'une des cellules voisines (dans les cas où l'endophyte ne se développe pas dans les méats); ailleurs ce sont les filaments intercellulaires qui envoient des rameaux dans les cellules. La manière d'infecter est constante pour chaque plante, quoique j'aie rencontré aussi quelques espèces où les deux modes se présentaient à la fois. L'aspect que présentent dans les cellules la pelote et le groupe de sporangioles, dépend en partie de la manière dont s'est faite l'infection.

Quand l'endophyte ne produit que des filaments intracellulaires, ces pelotes se composent presque toujours de filaments

fins et très serrés; le long de ces filaments se développent alors les sporangioles, sur de courtes branches qui se ramifient parfois. La cellule inférieure de la figure 9, planche VII, relative à l'*Araucaria*, ainsi que la cellule du *Coffea* (Pl. VI, fig. 10) peuvent en donner une idée.

Dans le cas où les méats hébergent des filaments, ceux-ci envoient une courte branche, souvent assez épaisse, dans chaque cellule voisine. Cette branche se ramifie plusieurs fois de suite, et ses rameaux, qui ne s'allongent d'ordinaire que très peu, produisent à leur sommet les sporangioles. L'ensemble prend ainsi la forme d'une petite grappe de sporangioles. Cette disposition est le plus nette chez: *Acronychia* (Pl. X, fig. 11, 13), *Turpinia*, *Vitis*, *Pygaeum*, *Pithecolobium* (Pl. X, fig. 16; XIII, fig. 13), *Symplocos*, *Solanum*.

Dans le troisième des cas considérés, c'est un filament intercellulaire qui entre dans une cellule voisine, y produit des sporangioles, et va infecter ensuite une autre cellule; le groupement des sporangioles présente alors une forme moins caractéristique.

Les filaments qui habitent les méats intercellulaires n'offrent pas de particularités remarquables. Ceux qui forment les tortils intracellulaires n'en montrent que fort rarement. Presque toujours ils ont tous la même épaisseur. Dans les cellules du *Cotylanthera* cependant, on en voit de divers diamètres, et ils portent parfois des gonflements locaux et irréguliers (Pl. IX, fig. 10). M. Schlicht a observé des renflements analogues chez le *Paris* [1]).

Deux autres exemples de filaments caractéristiques ont été rencontrés dans les cellules de la seconde couche parenchymateuse du *Disporum* (Pl. XIV, fig. 2, 3, 4), les seules qui contiennent des sporangioles. Il y a d'abord les filaments moniliformes qu'on trouve souvent en cet endroit (M. Bruchmann dit les avoir trouvés aussi dans les cellules internes du prothalle de *Lycopodium annotinum*). En outre, le filament qui dans ces

---

1) l. c., p. 484.

mêmes cellules se prépare à perforer une des parois, pour se rendre dans une cellule voisine quelconque, produit d'abord plusieurs branches courtes (Pl. XIV, fig. 2); elles sont analogues aux filaments en forme de doigt de gant dont nous avons parlé dans le chapitre précédente, qui se forment dans la première des couches parenchymateuses. (Voir pour les filaments en doigt de gant la figure 4 de la planche XIV). Les filaments dont il est question ici ont cependant des parois beaucoup plus fortes.

La troisième région se compose d'une ou de plusieurs couches de cellules. Ainsi on trouve ordinairement, dans les radicelles jeunes:

une couche chez: *Disporum* (Pl. XIV, fig. 2, 3), *Impatiens*, *Helicia*. — *Lecanorchis* (Pl. XIII, fig. 2, 3). (Chez le *Rhododendron* et le *Vaccinium*, où l'endophyte occupe exclusivement les cellules épidermiques, la formation des sporangioles s'opère donc forcément dans une seule couche: l'épiderme. D'après la figure que M. Johow [1]) en donne, l'endophyte du *Burmannia capitata* paraît aussi se développer exclusivement dans l'épiderme).

deux chez: *Cyathea*, *Podocarpus*, *Dammara*, *Araucaria*, *Gonyanthes*, *Casuarina*, *Ficus*, *Celtis*, *Manglietia*, *Michelia*, *Flacourtia*, *Eurya*, *Acer*, *Vitis*, *Liquidambar*, *Melastoma*, *Pithecolobium*, *Symplocos*, *Solanum*, *Coleus*, *Rauwolfia*, *Nauclea*; — *Myrmechis*.

trois chez: *Selaginella* (Pl. IX, fig. 14), *Cupressus*, *Juniperus*, *Curculigo*, *Calamus*, *Schismatoglottis*, *Elettaria*, *Thismia*, *Sciaphila*, *Turpinia*, *Heptapleurum*, *Polyosma*, *Begonia*, *Casearia*, *Myrsine*, *Ehretia*, *Cotylanthera* (Pl. IX, fig. 10), *Piddingtonia*, *Argostemma*, *Vernonia*; — *Phajus*, *Dendrobium*.

(Comme les parties infestées des radicelles de *Begonia*, et de *Cotylanthera* s'épaississent aussitôt après l'infection, le nombre des couches que comprend la troisième région peut monter jusqu'à six ou sept).

quatre chez: *Ophioderma* (Pl. IX, fig. 12), *Pothos*, *Talauma*,

---

1) Pringsheim's Jahrb.; Bd XX, Taf. XX, fig. 10.

Echinocarpus, *Elaeocarpus*, *Acronychia* (Pl. X, fig. 11), *Marlea*, *Datura*, *Viburnum*.

cinq chez: *Pandanus*, *Eugenia*, *Pygaeum* (Pl. XI, fig. 1).

six chez: *Ostodès*, *Coffea* (Pl. VI, fig. 1).

huit chez: *Dysoxylum*.

La troisième région se compose donc dans la majorité des plantes étudiées (43 sur 66) de deux ou trois couches de cellules.

L'endophyte occupe dans la plupart des plantes toutes les cellules des couches appartenant à la troisième région; dans d'autres espèces il évite régulièrement certaines cellules qui diffèrent, par l'un ou l'autre point, de leurs voisines. J'ai déjà eu l'occasion de citer quelques cas semblables (p. 137) observés dans la première région.

Pas plus que dans la première région, les cellules à cristaux (d'oxalate de chaux) ne sont infestées chez aucune plante, soit qu'elles contiennent des raphides (*Curculigo*, *Pandanus*, *Dendrobium*, *Phajus*, *Thismia*, *Impatiens*), soit qu'il s'y trouve une macle ou des fragments de cristaux (*Coffea*; Pl. VI, fig. 1).

Dans l'*Acronychia*, l'*Ostodes*, le *Casearia*, le *Pithecolobium*, le *Myrsine* et le *Nauclea* ce sont les cellules à tannin qui sont toujours évitées. Ailleurs, les cellules à résine: dans les trois *Magnoliacées* étudiées: *Manglietia*, *Michelia*, *Talauma*.

J'ai déjà eu l'occasion de dire que les hyphes n'entrent dans les fibres corticales que si elles ne trouvent aucun autre chemin praticable. Cependant les cellules à paroi épaissie et lignifiée, qui sont isolées ou réunies par petites groupes dans le parenchyme du *Polyosma*, renferment des grappillons de sporangioles, semblables à ceux de leurs voisines à membrane mince.

Les couches collenchymateuses qui s'étendent parfois entre l'endoderme et le parenchyme cortical ne sont jamais infestées non plus. Même, c'est à elles que revient la tâche de mettre un terme à la progression centripète de l'endophyte. Je reparlerai bientôt de ce cas, à propos de la quatrième zone.

Pourquoi l'endophyte évite-t-il avec tant de soin de s'intro-

duire dans certaines cellules? Serait-ce parce qu'elles sont pauvres en matières nutritives? Cette explication n'est évidemment pas applicable à d'autres cellules qui sont aussi, sans exception, dédaignées par le champignon, bien qu'elles aient un contenu des plus riches; je veux parler des cellules à chlorophylle.

Puisque les racines ordinaires ne contiennent jamais de matière verte, il est évident que je ne puis citer que peu de cas: le *Zoöpsis*, le rhizome du *Myrmechis* et les racines aériennes du *Dendrobium*.

Dans le *Zoöpsis* il n'y a d'ordinaire pas d'autres cellules exemptes de chlorophylle, que les rhizoïdes. Si par exception les corps chlorophylliens font défaut dans l'une ou l'autre cellule de la tige, aussitôt les filaments du champignon pénètrent à leur intérieur. Ils ne passent cependant jamais dans aucune des autres cellules voisines, vertes.

En examinant des coupes à travers un rhizome du *Myrmechis* qui a rampé à la surface du sol, on voit que seules les cellules de la partie supérieure du rhizome renferment des grains de chlorophylle; l'endophyte occupe au contraire seulement les cellules de la partie inférieure (Pl. XV, fig. 24). Souvent on les voit même avancer jusqu'à la limite des cellules vertes, sans jamais la dépasser.

Les racines aériennes du *Dendrobium* m'ont offert un exemple analogue. La face qui est appliquée contre le support et qui ne contient pas de matière verte, est seule infestée par l'endophyte. Aussi ne trouve-t-on jamais le champignon dans les racines qui, au lieu de ramper le long du support, pendent librement dans l'air. Et je suppose que dans ce cas l'absence de champignons tient, au moins en partie, à ce que les racines, exposées de toutes parts à la lumière, contiennent partout de la chlorophylle.

Des observations analogues ont déjà été faits par M. Schimper lors de ses études sur les épiphytes des Indes Occidentales [1]).

---

1) Ces observations de M. Schimper sont citées par M. Johow dans un de ses travaux (voir Pringsheim's Jahrb., T. XX, p. 506).

En parlant de l'endophyte qui habite les prothalles du *Lycopodium inundatum*, M. Goebel dit: „Oft ist die pilzbefallene Partie durch zwei bis drei nicht inficirte Zelllagen von der Prothalliumoberfläche getrennt. Erstere enthalten dann nicht selten Chlorophyll" [1]). On peut déduire de cette phrase que l'auteur n'y a pas observé de cellules à chlorophylle qui fussent infestées par l'endophyte.

Enfin le champignon évite aussi quelques autres cellules et organes; ainsi il n'entre jamais dans les parties sexuées du prothalle de *Lycopodium*. M. Treub a mentionné ce fait, que nous avons déjà eu l'occasion de citer (p. 128), pour les prothalles du *L. Phlegmaria*, et M. Bruchmann fait observer aussi [2]) que dans la partie supérieure du prothalle de *L. annotinum*, qui renferme dans ses couches superficielles les anthéridies, les cellules ne sont que fort rarement habitées par des pelotes mycéliennes. Ils n'entrent non plus jamais dans les pédicelles des propagules du *L. Phlegmaria*.

M. Johow [3]) mentionne dans son exposé sur les *Voyria* (*Gentianées* saprophytes): „Auch gelangen die Hyphen aus den Würzeln nicht selten in's Rhizom und selbst in den Blüthenschaft, wo sie dann ebenfalls vorwiegend in den Rindenzellen vegetiren". Dans les plantes saprophytes que j'ai étudié je n'ai jamais vu de tissu infecté dans les tiges florales.

Les sporangioles qui, ainsi que nous l'avons déjà dit, se trouvent exclusivement *dans* les cellules des couches internes du tissu infesté, sont toujours de petits corps arrondis de forme peu régulière et à surface souvent distinctement namelonnée. Ils sont attachés par de fins pédicelles aux filaments intracellulaires. Leurs dimensions varient beaucoup dans les diverses plantes, et même dans une plante déterminée les sporangioles adultes n'ont pas toujours exactement les mêmes dimensions. Leur diamètre oscille dans les cas extrêmes entre 2.5 et 23 μ.

---

1) Botan. Zeitung, 1887, p. 166.
2) Botan. Centralblatt, 1885, Bd XXI, p. 313.
3) Pringsheim's Jahrb., Bd XVI, p. 432.

On trouve de très petits sporangioles (de 2.5 à 6 μ) entre autres chez les plantes suivantes: *Celtis*, *Impatiens*, *Begonia*, *Casearia*, *Melastoma*, *Solanum*, *Datura*, *Nauclea*.

Ils sont de taille moyenne (de 10 à 14 μ) chez: *Podocarpus*, *Ficus*, *Manglietia*, *Echinocarpus*, *Eurya*, *Turpinia*, *Acer*, *Polyosma*, *Pithecolobium*, *Symplocos*, *Cotylanthera*.

Les sporangioles les plus grands (de 18 à 23 μ) ont été observés chez: *Ophioderma*, *Calamus*, *Thismia*, *Michelia*, *Elaeocarpus*, *Dysoxylum*, *Pygaeum* et *Vernonia*.

Les figures 5 à 23 de la planche XV représentent quelques sporangioles trouvés dans diverses plantes, dessinés tous au grossissement de 780 fois; elles donnent une idée assez exacte des différences de forme et de dimensions de ces organes dans les divers hôtes. A titre de comparaison j'ai ajouté à quelques-unes d'entre elles, au même grossissement, une esquisse du noyau de la cellule dans laquelle résidait le sporangiole.

Leur petitesse est un obstacle sérieux à l'étude de leur développement. Ce que j'ai pu en observer est représenté, à un grossissement de 1200 fois, par les figures 16*a-c* de la planche IX, qui se rapportent au *Selaginella*. D'après ces figures il semble que les sporangioles naissent sur les filaments comme de petits mamelons; on en voit deux dans la figure 16*a*. Bientôt après ils se rétrécissent à la base pour former le petit pédicelle qui les supporte à l'état adulte. Dès que les sporangioles sont visibles ils sont remplis d'une matière hyaline et très réfringente, de teinte légèrement jaunâtre; elle est probablement de nature albumineuse. L'aspect du contenu ne semble pas changer jusqu'au moment où ils ont atteint à peu près leur taille définitive; alors il devient fortement granuleux.

En étudiant les sporangioles adultes à un fort grossissement, on aperçoit souvent, surtout dans les individus de grande taille, que l'irrégularité de leur surface est due à ce que la paroi, excessivement mince, renferme un grand nombre de corpuscules de forme sphérique dont on peut souvent distinguer les contours à travers la membrane. Ces corpuscules contiennent les

granulations qui donnent aux sporangioles leur aspect granuleux.

Comme je ne pouvais rapporter ces divers organes à aucun de ceux qui existent chez les autres champignons, il a fallu créer pour eux des termes nouveaux. C'est ainsi que je désigne l'ensemble sous le nom de „sporangiole"; j'ai uniquement en vue son aspect particulier, et ne veux nullement insinuer que ces organes contribuent en quoi que ce soit à la multiplication de l'endophyte. Aux corpuscules sphériques qui sont contenus dans le sporangiole, j'applique le nom de „sphérules". Enfin les petites granulations qui forment le contenu des sphérules, ont reçu le nom de „granules".

L'étude des sphérules est très difficile: A l'étal normal, elles ne quittent jamais le sporangiole qui les a formées; il est même parfois très difficile de reconnaître leurs contours à travers la membrane enveloppante. Il y a seulement deux cas dans lesquels le hasard m'a fait voir des sphérules libres. Le premier se présentait chez le *Thismia*: la membrane d'un des sporangioles avait une petite fente, manifestement fortuite, et par celle-ci une des sphérules avait passé au dehors; dans la figure 7 de la planche XV on la voit à côté du sporangiole qu'elle vient de quitter. La figure 15 de la même planche représente le second des deux cas mentionnés: dans une des cellules du *Pithecolobium* flottaient deux sphérules libres (provenant d'un sporangiole voisin) situées à côté d'un sporangiole intact.

La sphérule du *Thismia* avait un diamètre de 6 μ, la plus grande de celles du *Pithecolobium* en mesurait 5.

Je crois que les sphérules ne sont jamais plus grandes que 6 μ; et en général elles sont beaucoup plus petites. Ainsi celles qu'on rencontre dans l'*Araucaria*, peut-être les plus petits de toutes, n'ont pas plus de 1.5 μ de diamètre. C'est surtout par la grandeur des mamelons qu'on remarque sur la surface des sporangioles, qu'on peut se faire une idée, peu précise il est vrai, de la grandeur des sphérules. Les diverses figures de la planche XV peuvent donner une idée approximative de leurs dimensions relatives.

Le nombre de sphérules qui se trouvent enfermées dans un

sporangiole, semble être tout aussi variable que leurs dimensions. Les mêmes raisons qui rendent si difficile l'étude exacte de ces organes, m'ont empêché aussi de vérifier leur nombre dans les divers sporangioles, de sorte qu'il faut se contenter d'estimations approximatives. Ainsi les sporangioles du *Thismia* contiennent peut-être une quarantaine de sphérules, ceux de l'*Ophioderma* et du *Dysoxylum* une trentaine environ, ceux de l'*Araucaria* vingt-cinq, ceux du *Cupressus* quinze à vingt, ceux de l'*Ehretia* et du *Viburnum* dix à quinze, tandis que chez le *Casuarina* ils ne semblent parfois en contenir que quatre à cinq.

Ces nombres ne sont cependant rien moins que constants pour chaque plante. Ainsi, des deux sporangioles de *Dysoxylum* représentés dans les figures 6*b* et *c* (Pl. XV), le plus petit ne renferme certainement pas plus de quatre ou cinq sphérules, tandis que l'autre en contient probablement une trentaine. De différences du même ordre ont été observées sur les sporangioles du *Viburnum*, et sur ceux de plusieurs autres plantes.

Les granules semblent à eux seuls constituer le contenu des sphérules, de sorte qu'il ne me semble pas permis de les considérer simplement comme des inégalités dans la substance protoplasmique des sphérules. Ils paraissent avoir toujours une forme sphérique; leurs dimensions ne dépassent pas 0.5 μ.

Ce n'est que dans quelques-unes des plantes étudiées que les sporangioles me paraissent rester intacts. Du moins je n'ai pas observé de masses grumeleuses chez les plantes suivantes: *Ophioderma*, *Thismia*, *Gonyanthes*, *Sciaphila*, *Cotylanthera*, *Argostema*, *Nauclea* [1]).

Les grands corps jaunâtres, si caractéristiques pour les cellules de la troisième région des *Orchidées*, ne subissent pas non plus aucun changement ultérieur de forme. Le *Lecanorchis* se comporte cependant d'une toute autre façon que les autres *Orchidées*: les cellules de la couche unique qui forme à elle seule

---

1) Relativement aux deux dernières plantes, il se peut que je n'ai pas vu de granules, parce que les sporangioles observés étaient encore trop jeunes.

Parmi les cinq autres plantes il y a en quatre qui sont des saprophytes, dépourvues de chlorophylle.

la troisième zone de cette plante (Pl. XIII, fig. 2, 3), ont un contenu fortement granuleux. Dans les cellules nouvellement infectées, cet aspect est dû, pour une grande part, à de très petits grains d'amidon; plus tard cette substance disparaît, ne laissant qu'un amas de granulations d'une autre nature, qui remplissent entièrement les cellules. Les granulations se colorent en jaune par la solution iodée (comme le font d'ailleurs les „granules" libres dont nous allons parler). Leur origine ne m'est pas connue, puisque je n'ai pas réussi à retrouver de sporangioles dans cette *Orchidée*, pas plus que dans les autres représentants de cette famille.

Dans les autres plantes, les sporangioles mûrs ne restent pas tels quels: leurs parois ainsi que celles des sphérules se rompent à un certain moment, de sorte que les granules, devenus entièrement libres, se répandent dans la cellule. Ils la remplissent d'une masse grumeleuse plus ou moins abondante, qui soustrait souvent à la vue les autres organes de l'endophyte. Ces cellules bourrées de granules libres ressemblent parfois beaucoup à celles des nodosités radicales des *Légumineuses* et de quelques autres plantes, cellules qui sont remplies de „bactéroïdes" [1]).

Dans la figure 5 de la planche IX on voit les extrémités des dernières ramifications d'un filament qui habitait une cellule de *Begonia*. Ces branches avaient porté des sporangioles qui s'étaient dissous, et on voit, à côté d'elles, plusieurs granules libres. Le tout est dessiné aussi exactement que possible à un grossissement de 1200 fois.

Dans tous les cas observés, j'ai pu constater que les masses grumeleuses n'avaient jamais d'autre origine que des granules, renfermés auparavant dans les sporangioles.

Les granules qui forment le contenu des divers sporangioles d'une même cellule ne sont pas mis en liberté tous à la fois;

---

1) Les figures 3—6 de la planche X représentent des nodosités de *Casuarina*, trouvées sur les racines superficielles des arbres qui croissent dans le jardin de Tjibodas. La figure 7 montre quelques cellules de l'intérieur de ces nodosités, remplies de fines granulations (bactéroïdes?).

il en résulte qu'on trouve souvent des cellules avec des sporangioles intacts entourés d'une masse grumeleuse. Une telle cellule (de *Pithecolobium*) est représentée dans la figure 16 de la planche X: la cellule inférieure renferme seulement trois sporangioles inaltérés, mais on voit dans la cellule supérieure une masse de granules qui ne remplissent qu'une partie de la cellule, et parmi eux, contre le noyau, cinq sporangioles intacts.

La formation des sporangioles dans une cellule donnée, ainsi que leur dissolution ultérieure, semble parfois suivre de bien près l'infection de cette cellule; ainsi, j'ai vu chez quelques plantes que même les cellules les plus jeunes étaient remplies d'une masse grumeleuse, de sorte qu'il est souvent difficile de bien observer des sporangioles intacts. C'est ce qui se présente par exemple dans les racines de *Manglietia* et de *Schismatoglottis*, où de telles cellules existent à une distance de 0.1 millimètre seulement du point végétatif.

Ailleurs les sporangioles persistent pendant quelque temps à l'état adulte avant de s'ouvrir, et chez des plantes telles que *Pithecolobium*, *Acronychia* et plusieurs autres, on trouve les sporangioles intacts jusqu'à une assez grande distance du sommet (Pl. X., fig. 11; Pl. XII, fig. 13).

Sauf chez les sept plantes citées, parmi lesquelles il y en a deux ou trois de douteuses, on trouve les cellules à masse grumeleuse dans toutes les espèces étudiées.

Mes observations ne m'ont fourni ancun indice qui soit de nature à faire supposer que les granules en question peuvent se multiplier, comme cela est connu pour les bactéroïdes.

Parmi les auteurs qui ont étudié les „mycorhizes", il y en a deux seulement qui semblent avoir observé des sporangioles. Leurs descriptions sont cependant un peu vagues sur quelques points.

Relativement à l'endophyte du *Paris*, M. Schlicht [1]) dit:

---

1) Landwirthsch. Jahrb., 1889, Bd XVIII, p. 484.

„Durch theilweises Verschmelzen der Membranen entstehen aus den Pilzhyphen dichte Massen von unbestimmter, meist blumenkohlartiger Form, die nicht immer ihren Ursprung aus Pilzfäden erkennen lassen. Dieselben sind zunächst farblos, färben sich erst hellgelb, dann immer dunkler, bis sie schliesslich gelbbraune Klumpen bilden".

D'après cet auteur ces corps jaunes proviendraient donc d'une destruction partielle des hyphes. Son opinion paraît surtout basée sur les études, déjà citées, que M. Wahrlich [1]) a faites des grands corps qu'on trouve dans les tissus infestés des *Orchidées*, et que M. Schlicht considère comme analogues aux corps jaunes observés par lui.

Au sujet du *Leontodon* M. Schlicht [2]) dit: „Das Pilzgewebe welches zuerst die Zellen mehr oder weniger ganz ausfüllte, schrumpft dann zusammen und verändert seine Konsistenz, indem die anfangs glasige und stark durchscheinende Masse in eine vollständig duffe übergeht und bleibt dann in Gestalt von Klumpen von mannigfacher, meist blumenkohlartiger Form in den Zellen zurück".

M. Groom qui vient d'étudier l'endophyte du *Thismia Aseroë* parle aussi de quelques organes spéciaux, retrouvés dans les couches internes du tissu cortical, appelé „mediocortex". Ce sont des sacs remplis de beaucoup de protoplasme; celui-ci disparaît ensuite et est remplacé par des „rod-like bodies", qui rappellent les „bacteroïdes" des *Légumineuses*.

Si les organes que décrit M. Groom sont les mêmes que nos sporangioles, les „rod-like bodies" doivent être analogues à nos granules. Je n'en ai cependant jamais vu qui avaient cette forme allongée.

A ceux qui voudraient faire une étude approfondie des sporangioles, je conseillerais de ne pas s'adresser à des plantes saprophytes, quoique l'endophyte y soit plus abondant et que les sporangioles soient ordinairement assez volumineux. Les

---

1) Botan. Zeitung, 1886, p. 481.
2) l. c., p. 489.

plantes qui hébergent des grappillons de sporangioles, — j'en ai cité plusieurs exemples, — se prêtent beaucoup mieux à l'étude; en effet les organes en question n'y sont pas accompagnés des tortils de filaments qui rendent très difficile leur étude.

J'ai déjà eu l'occasion de mentionner plusieurs fois les grands corps, souvent jaunâtres, qui semblent remplacer les sporangioles dans les couches internes du tissu infesté des *Orchidées*. Ils ont été le sujet de bien des recherches et de bien des controverses; je ne m'occuperai pas de l'historique du sujet, attendu que M. Wahrlich [1]) en a donné un aperçu suffisamment complet.

Ces corps se présentent sous deux aspects différents: avec ou sans tortil de filaments enveloppants. Dans le dernier cas (qu'on observe par exemple chez le *Dendrobium*, Pl. XV, fig. 2) la cellule infestée ne contient qu'un seul de ces organes, ailleurs il y en a parfois davantage; il est incolore et hyalin, sauf qu'il renferme de fines granulations peu distinctes. La surface est à peine inégale. Chacun de ces corps est en communication directe avec tous ceux des cellules voisines au moyen de filaments droits et assez épais, qui semblent même ne plus avoir de lumière. A la fin ces corps sont cependant entourés (toujours?) de tortils de filaments.

Dans d'autres *Orchidées* (par exemple, dans le *Phajus*, Pl. XV, fig. 3, et le *Myrmechis*) l'endophyte remplit les cellules de la deuxième et de la troisième région de tortils réguliers, qui enveloppent, dans la troisième zone, les corps en question. Ils sont de forme allongée, à surface mamelonnée, souvent d'abord d'un jaune pâle, ensuite d'un jaune plus foncé.

D'après les recherches de M. Wahrlich, ces corps sont, chez toutes les *Orchidées*, des sacs dont la membrane souvent assez épaisse se continue avec celle des filaments où ils sont attachés. Ils naissent par le renflement apical d'un filament, renflement qui se forme dès que le filament est entré dans une cellule. En traitant les coupes par la solution iodée de

---

1) Bot. Zeitung; 1886, pag. 481.

chlorure de zinc, ils prennent une couleur bleu-violette ou bleu-noirâtre, selon les plantes qu'ils habitent. Quand ces corps sont vieux ils laissent échapper, pendant ce traitement, de petites gouttes jaunes (de nature résineuse?). Souvent les filaments du tortil enveloppant sont collés ensemble par une matière analogue, qui se colore en brun foncé par l'acide osmique.

La principale question qui se présente est celle-ci: faut-il, ou non, considérer ces corps comme analogues aux sporangioles?

On pourrait voir une première analogie dans le fait, déjà mentionné, que relativement à la place qu'ils occupent dans le tissu infesté, les corps en question remplacent exactement dans les *Orchidées* les sporangioles des autres plantes. Dans les cas où ils sont entourés par un tortil de filaments, il existe aussi une grande ressemblance extérieure entre le contenu de ces cellules et celui des cellules de la troisième région d'autres plantes, et cette ressemblance est encore plus grande avec le champignon des saprophytes. Dans le *Myrmechis* j'ai même vu un de ces corps, jeune encore, qui avait une très grande ressemblance avec les sporangioles du *Thismia*. Ces diverses raisons tendraient à faire admettre l'homologie de ces deux sortes d'organes, n'étaient leur mode de formation, l'existence d'une paroi souvent très épaisse et surtout l'absence de la moindre trace de sphérules et de granules. Avant de trancher la question, il me paraît nécessaire d'attendre les résultats d'études ultérieures, qui doivent porter sur le développement de ces organes.

Dans quelques-unes des plantes étudiées il s'est présenté encore d'autres organes, plus ou moins différents de ceux que nous venons de décrire.

Les rhizoïdes infectées du *Zoöpsis* renferment parfois des corps sphériques libres, à paroi fort mince et à contenu granuleux. (Pl. XV, fig. 1*d*). Peut-être ne sont-ils pas autre chose que les sporangioles, avec lesquels ils ont certainement quelque ressemblance, mais je n'ai pas pu bien les étudier (les tortils sont trop denses), et je n'ose me prononcer.

Dans les cellules du tissu interne des tubercules de *Lycopo-*

dium cernuum (où l'endophyte occupe seulement les méats intercellulaires) M. Treub [1]) signale à deux reprises dans les cellules, des „spores" qui semblent appartenir au champignon en question. „Ces spores sont produites à des filaments d'une extrême ténuité. Bientôt elles épaississent considérablement leur membrane qui se différencie en deux parties. Elles affectent une forme aplatie et la partie externe de la membrane, présentant une structure striée, se montre comme un anneau à circonférence régulière, ou, très souvent, irrégulière. Bref, ce sont des „mégalogonidies" à ce qu'il paraît".

J'ai observé dans les cellules des prothalles de *Lycopodium Phlegmaria*, voisines de celles qui étaient infestées, mais non dans celles-ci, des corps sphériques de 8 à 10 μ de diamètre; ils ont donc une grandeur double des „mégalogonidies" dont parle M. Treub. Leur contenu granuleux est enfermé dans une membrane hyaline, très forte quand le contenu est peu volumineux, mais devenant de plus en plus mince à mesure que celui-ci augmente. Souvent certaines cellules renferment plusieurs de ces corps. Je n'ai pas aperçu de communication entre ces organes et les hyphes des cellules voisines, de sorte que je ne puis décider s'ils font ou non partie du champignon.

Le champignon qui habite les racines du *Lecanorchis* paraît être assez différent de celui qui infeste les autres *Orchidées*, ainsi qu'il résulte de la description qui en a été donnée dans le chapitre précédent. C'est surtout l'absence des grands corps jaunes qui saute aux yeux. Les organes qui se développent, exclusivement, dans les cellules de la troisième couche de parenchyme sont cependant très curieux (Pl. XIII, fig. 2, 3, 5*a-f*). Au début ils constituent de petits sacs, à paroi très mince et à contenu finement granuleux, reliés, chacun séparément par une hyphe ténue et sinueuse, aux filaments qui sont logés dans les cellules de la couche voisine. Plus tard, quand les sacs ont grandi, leur contenu se transforme en des corps arrondis ou anguleux, immergés dans une substance transparente et inco-

---

1) Annales, VIII, p. 13.

lore. Ces corps sont également hyalins mais ils sont beaucoup plus réfringents que l'entourage, et ils ont parfois une faible teinte jaune; ils deviennent jaunes foncés par la solution iodée, de sorte qu'ils sont peut-être de nature albuminoïde. Il n'est pas impossible qu'ils donnent finalement les granulations dont se remplissent les cellules à mesure que les minuscules grains d'amidon disparaissent (p. 79).

Je ne pourrais en ce moment comparer ces organes, ni aux vésicules, ni même aux sporangioles des autres endophytes. Disons ici que le contenu des renflements adultes qu'on trouve dans les cellules du *Psilotum* (Pl. XIII, fig. 7, 8*b*, *c*, *d*) est constitué également par des corps anguleux, suspendus dans un protoplasme finement granuleux. Ces corps ont une grande ressemblance avec ceux que nous venons de décrire dans le *Lecanorchis*. Ils sont hyalins, faiblement jaunâtres et se colorent en jaune par la solution d'iode. A cause de leur paroi épaissie on pourrait comparer ces organes de l'endophyte du *Psilotum* aux vésicules des autres plantes infestées, mais l'affinité de ceux du *Lecanorchis* m'est encore inconnu. Cependant, s'il est vrai que les corps anguleux se résolvent à la fin en des granulations, ils montrent certainement de la ressemblance avec les sporangioles.

En parlant, dans le chapitre précédent, du *Disporum*, j'ai donné une description détaillée du développement des grands corps noirs qui sont si abondants, aux endroits infestés, dans la première couche de parenchyme. Ils se forment par le gonflement de la membrane au sommet d'un filament court (Pl. XIV, fig. 1, 2, 5*a*-*m*). D'abord hyalins, ils deviennent plus tard bruns et se développent souvent de manière à former de grands corps foncés, qui ont parfois un diamètre de 100 μ environ. A la fin leur contenu disparaît, et il ne reste alors que leur membrane externe, vide et affaissée.

La teinte qu'elle prend par la solution d'iode dans l'iodure de potassium, ferait croire que la substance hyaline qui constitue les corps jeunes, est formée d'une cellulose plus ou moins modifiée. Il est fort peu probable que ces grands corps se for-

ment exclusivement par le renflement du petit bout de membrane mince qui occupait le sommet du filament porteur: il est plus vraisemblable que la plus grande partie de cette substance est apportée d'ailleurs, et qu'elle se forme aux dépens des hydrates de carbone (amidon?), que le champignon prend autour de lui. Il semble que cette substance est ensuite résorbée de nouveau par l'endophyte lui-même, en laissant le résidu brun déjà mentionné; celui-ci disparaît enfin à son tour, et il ne reste plus alors que les membranes à peu près vides.

Pour le moment je regarde donc les corps en question comme des dépôts temporaires d'hydrates de carbone. Néanmoins il est assez étrange que le champignon forme de tels dépôts, et qu'il les vide peu de temps après, pendant qu'il vit dans une plante où toutes les cellules des couches internes renferment des grains d'amidon en grande abondance, d'autant plus qu'on trouve très souvent de grands corps à moitié vidés à côté d'autres qui commencent à se développer, le tout dans une même cellule.

Quatrième région.

La quatrième des régions que nous avons distinguées dans le tissu cortical, renferme les couches situées entre la troisième zone et l'endoderme, couches qui ne sont jamais habitées par l'endophyte.

Cette région ne se présente pas dans toutes les 68 plantes infestées et elle manque même dans 38 d'entre elles, de sorte que dans ces cas le champignon occupe même les cellules qui touchent à l'endoderme. Il en est ainsi, entre autres, pour les plantes suivantes: *Selaginella*, (Pl. IX, fig. 14), *Podocarpus*, (Pl. VIII, fig. 14, 15), *Curculigo*, *Pandanus*, *Phajus*, *Casuarina*, *Impatiens*, *Begonia*, *Myrsine*, (Pl. XII, fig. 11), *Solanum*, *Datura*.

Des trente autres plantes, dans lesquelles l'endophyte s'arrête avant d'avoir atteint l'endoderme, il laisse inoccupées une ou plusieurs couches de cellules. Une seule couche reste libre dans quinze plantes (par exemple dans: *Araucaria*, *Dammara*, *Cupressus*, *Dendrobium*, *Gonyanthes*, *Vitis*, *Heptapleurum*, *Pithecolobium*, Pl. X, fig. 14; XII, fig. 13) et deux couches dans dix

autres (*Psilotum*, *Juniperus*, *Calamus*, *Pothos*, *Elettaria*, *Myrmechis*, *Acronychia*, Pl. X, fig. 11, 12, *Dysoxylum*, *Pygaeum*, *Rauwolfia*, Pl. XI, fig. 10). Trois couches restent indemnes chez le *Lecanorchis* et le *Piddingtonia*, tandis qu'il y en a quatre d'inhabitées chez les *Disporum* et le *Marlea*. Dans l'*Ophioderma* seul (Pl. IX, fig. 13), l'endophyte s'arrête à une assez grande distance de l'endoderme, puisque le nombre des couches inhabitées s'y élève souvent jusqu'à onze.

Je n'ai pas pu découvrir toujours pourquoi l'endophyte s'arrête, dans les plantes citées, avant d'avoir gagné l'endoderme; chez quelques-unes d'entre elles la raison en était cependant assez claire.

J'ai déjà eu l'occasion de mentionner que l'endophyte paraît ne vouloir entrer dans un tissu collenchymateux que s'il y est absolument forcé. Ainsi, dans les racines où les couches internes sont collenchymateuses, le champignon cesse toujours à l'endroit où le collenchyme commence. J'ai observé cette disposition chez le *Dammara*, l'*Araucaria*, le *Cupressus*, le *Juniperus*, le *Pygaeum* (Pl. XI, fig. 1) et l'*Ophioderma* (Pl. IX, fig. 13). La raison pour laquelle, chez l'*Ophioderma*, l'endophyte ne se rapproche pas plus de l'endoderme, est que les neuf à onze couches internes sont toutes de nature collenchymateuse.

Dans le *Pithecolobium* (Pl. X, fig. 14; XII, fig. 13) et l'*Acronychia* (Pl. X, fig. 11) c'est la présence du tannin qui empêche l'endophyte d'entrer dans ces couches. Enfin, dans les autres plantes, je n'ai observé aucune particularité qui suffise à expliquer l'aversion du champignon pour les assises profondes.

Avant de terminer ce chapitre, je dois encore dire un mot de la position que prennent les organes de l'endophyte, relativement aux organes des cellules qu'il habite, et surtout relativement à leur protoplaste.

Il est extrêmement difficile de se rendre compte par le microscope de leurs rapports réciproques. Quelques observations cependant me font présumer que les filaments qui viennent d'entrer dans une cellule, ne perforent pas la couche proto-

plasmique, mais qu'ils la poussent devant eux, qu'ils vont donc se loger dans l'espace compris entre la couche externe du protoplaste et la paroi cellulaire. Je crois avoir vu une telle disposition en étudiant les grands corps hyalins de l'endophyte du *Disporum* (Pl. XIV; fig. 1, 2, 5) qui se trouvent dans la couche de grandes cellules parenchymateuses. Les contours de ces organes se montrent souvent bordés d'une mince couche grenue; celle-ci m'a semblé être simplement la couche protoplasmique étendue tout autour de ces corps et des filaments qui les portent.

M. Groom [1]) est du même avis, quant à l'endophyte du *Thismia Aseroë*; il dit: „each hypha is externally coated from first to last by a sheath of cytoplasm."

Il est assez facile de se représenter une telle disposition, quand il ne s'agit que d'un seul filament, d'une seule vésicule on d'une seul autre organe quelconque; même on peut se figurer les grappillons de sporangioles qui étendent leurs branches dans toutes directions à l'intérieur de la cavité cellulaire, revêtus en entier d'une couche de protoplasme. Mais cela devient beaucoup plus difficile dans les cas — les plus fréquents de tous — où les cellules sont comme bourrées de filaments serrés. Comment est-il possible qu'il existe encore à côté de ces denses tortils un protoplaste vivant et fonctionnant?

Dans les racines étudiées j'ai rencontré parfois, à côté des filaments de l'endophyte dont il a été question ci-dessus, des hyphes qui appartenaient évidemment à d'autres champignons. Je les ai vu dans: *Casuarina*, *Helicia*, *Pithecolobium*, *Rauwolfia* et *Coffea* [2]). Si je les mentionne ici, c'est uniquement pour attirer l'attention sur ce fait que leurs hyphes se comportent d'une tout autre manière que celles de l'endophyte.

---

1) Annals of Botany; June 1895, Vol. IX, p. 339.

2) Les radicelles, et surtout les mamelons du *Celtis* renferment un grand nombre de fruits d'une petite truffe, à laquelle j'ai donné le nom de *Celtidia duplicispora*. Elle est représentée sur la planche XII, dans les figures 1 à 8. Uue courte note sur ce champignon est annexée à ce travail-ci.

Quelques-uns de ces champignons remplissent les cellules de leurs hyphes foncées, de manière à former un tissu pseudoparenchymateux brunâtre. Les figures 13, 14 et 15 de la planche VI, ainsi que les 8 et 9 de la planche X en donnent une idée. Dans la figure 14, Pl. VI, on voit même que les filaments s'insinuent dans les poils radicaux et qu'ils finissent par les remplir tout à fait.

D'autres champignons envoient leurs filaments à travers les tissus dans toutes les directions à partir du point d'infection. C'est ce qui a lieu dans les racines du *Rauwolfia*, de l'*Helicia* et du *Pithecolobium*. Dans le *Rauwolfia* les hyphes entrent même à travers l'endoderme, dans les divers éléments du faisceau libéroligneux; jamais aucun filament de l'endophyte ne pénètre jusque là. J'ai déjà mentionné dans ce chapitre (p. 135) que chez le *Rauwolfia* toutes les hyphes avant de se disperser dans les tissus sous-jacents, passent, tout comme celles de l'endophyte, à travers une cellule de passage de l'exoderme. Les figures 7 et 8 de la planche X montrent nettement ce fait.

III. Les racines habitées par l'endophyte.

Dans le chapitre précédent l'attention a été dirigée exclusivement sur le champignon endophyte, l'un des deux éléments constitutifs de la symbiose en question.

Si l'étude de cet organisme est le but spécial de ce travail, il faut cependant que nous nous occupions aussi de l'autre des deux parties constitutives, de la racine. Voyons maintenant comment les tissus vivants réagissent lorsqu'ils sont envahis.

J'aurai l'occasion de montrer plus loin que ces organes ne restent pas toujours inaltérés après qu'ils ont été infestés par le champignon. Les différences avec des racines normales se montrent parfois déjà à l'extérieur; ailleurs, elles ne sont apparentes que dans le contenu des cellules. Je m'occuperai en premier lieu des modifications externes. Cependant, je dois faire

remarquer d'avance que je ne pourrai pas parler des différences qui existent entre le système radiculaire des plantes infestées et celui d'autres échantillons des mêmes espèces, n'hébergeant pas d'endophytes; ces différences ne pourraient d'ailleurs être constatées qu'à l'aide de cultures comparatives; les unes avec l'endophyte, — les autres sans ce champignon. Je ne m'occuperai donc ici que des observations que j'ai faites sur les racines des plantes récoltées dans la forêt de Tjibodas et dans ses environs.

Caractères externes des racines infestées.

Les racines étudiées montrent une grande variété dans leur ramification, leur épaisseur et leur rigidité.

Les radicelles de plusieurs d'entre elles sont caractérisées par une épaisseur assez considérable (jusqu'à 3 millimètres); leur ramification est en même temps des plus pauvres. Les plantes suivantes m'en ont fourni des exemples: *Psilotum*, *Ophioderma*, *Calamus*, *Pandanus*, *Lecanorchis* (Pl. XIII, fig. 1), *Phajus*, *Michelia*, *Talauma*, *Elaeocarpus*, *Dysoxylum*, *Turpinia*, *Vernonia*.

Un peu moins épaisses, avec une ramification un peu plus riche, mais munies de radicelles assez longues et raides, les racines de *Cyathea*, *Araucaria*, *Cupressus*, *Disporum*, *Curculigo*, *Pothos*, *Sciaphila*, *Thismia* (Pl. IX, fig. 17), *Manglietia*, *Echinocarpus*, *Acronychia*, *Turpinia*, *Ostodes*, *Heptapleurum*, *Marlea*, *Polyosma*, *Pygaeum*, *Pithecolobium*, *Vaccinium*, *Viburnum*, *Coffea* (Pl. V, fig. 2).

Le système radiculaire des plantes suivantes montre une ramification très riche: les radicelles y sont fort minces (jusqu'à 0,1 millimètre) et courtes, mais toujours assez rigides: *Schismatoglottis*, *Casuarina* (Pl. X, fig. 1), *Ficus*, *Celtis* (Pl. XII, fig. 1), *Flacourtia*, *Eurya*, *Casearia*, *Melastoma*, *Eugenia*, *Helicia*, *Rhododendron*, *Myrsine*, *Symplocos*, *Ehretia*, *Nauclea*.

Les radicelles des plantes suivantes sont longues, minces et assez souples: *Selaginella*, *Impatiens*, *Begonia* (Pl. IX, 1—4), *Solanum*, *Datura*, *Piddingtonia*, *Argostema*. A l'exception du *Solanum*, qui est un arbre, ces plantes-ci sont toutes herbacées.

Un des caractères les plus communs, mais des plus frap-

pants, des racines infestées est l'absence totale ou partielle des poils absorbants. Quoique ces poils ne manquent pas dans tous les cas, et que je pourrais donner une liste assez longue de plantes où ils sont présents (*Psilotum*, Pl. XIII, fig. 7, *Celtis*, *Rauwolfia*, *Echinocarpus*, *Coffea*, Pl. VI, fig. 1, 5, 14, pour ne citer que celles-là), il est cependant frappant qu'on ne les trouve jamais qu'épars, ou en petites touffes (rhizome de *Myrmechis*, Pl. XV, fig. 24). J'ai observé cependant une seule exception frappante: les racines (terrestres) du *Phajus*, qui sont partout fortement velues.

Les filaments du champignon endophyte qui s'efforcent de pénétrer dans une racine, n'utilisent que fort rarement les poils radicaux, s'il y en a, pour atteindre leur but; j'ai cité dans le chapitre précédent les exemples suivants: *Zoöpsis* et *Myrmechis*; en outre M. Bruchmann signale le fait chez le *Lycopodium annotinum*, et M. Johow, chez le *Pogoniopsis*. Parmi ces quatre plantes c'est chez le *Zoöpsis* seul que la forme des poils (rhizoïdes) se modifie à la suite de l'infection (Pl. XV, fig. 1*b-d*).

La vitesse d'accroissement des racines est-elle influencée par la pénétration de l'endophyte? Ce point est encore obscur. Il me paraît cependant que les courtes radicelles du *Begonia*, qui sont toujours habitées, arrêtent leur croissance en longueur après l'infection, en même temps qu'elles s'épaississent; du moins je ne puis m'expliquer autrement pourquoi l'endophyte se loge seulement dans les radicelles claviformes (Pl. IX, fig. 1-4), d'autant plus que celles-ci ne montrent avec les radicelles longues aucune différence anatomique.

Les racines les plus curieuses que j'ai vues dans le cours de cette étude sont les racines „à croissance intermittente"; qu'on pourrait appeler aussi, à raison de leur origine, des „racines sympodiales". Ces organes se développent comme suit: une racine ordinaire, munie d'un point végétatif normal, croît en longueur pendant un certain temps. A un moment donné les cellules du méristème cessent de se diviser; elles s'aggrandissent alors comme toutes les autres cellules.

De cette manière les cellules du sommet même de la racine

deviennent, au bout de peu de temps, semblables aux cellules adultes du tissu cortical voisin (Pl. VIII, fig. 14). L'extrémité du faisceau se revêt en même temps d'une couche de cellules, analogues à celles qui constituent l'endoderme (Pl. VIII, fig. 14, 16). A la suite de ces modifications l'accroissement de la racine s'arrête. Quand, après quelque temps, la racine se décide à reprendre son allongement, le sommet de la racine ne peut plus se remettre à croître, puisque le méristème fait défaut; mais les cellules péricambiales, situées à l'extrémité du faisceau, se divisent en tous sens de manière à former un méristème secondaire. Celui-ci se développe en un point végétatif, semblable à celui d'une racine latérale ordinaire: pendant que le tissu jeune se différencie en dermatogène, périblème et plérome, la pointe se fraie un chemin à travers l'endoderme, les couches de parenchyme et les couches protectrices (coiffe), et, s'étant ainsi libérée, la jeune racine s'allonge par son point végétatif. La seule différence qui existe entre ces racines-ci et les radicelles latérales, consiste en ce que les premières ne contribuent pas à la ramification du système radical, attendu qu'elles servent uniquement à l'allongement de la racine-mère. Après que la nouvelle racine s'est allongée pendant quelque temps, elle peut de nouveau arrêter sa croissance, pour la reprendre ensuite de la même manière. Ces alternatives d'activité et de repos peuvent se répéter plusieurs fois de suite; aussi les racines ainsi formées se composent-elles d'articles de divers ordres dont chacun se comporte vis-à-vis du précédent, comme une racine latérale vis-à-vis de la racine-mère qui la porte. C'est donc tout à fait analogue à un sympode de tiges, et chaque portion de la racine „sympodiale" ne représente qu'une radicelle latérale, qui est venue prendre la direction de la racine-mère, tandis que celle-ci ne s'allonge plus.

On reconnaît les endroits où la racine a arrêté temporairement sa croissance, à de légers étranglements de la racine (Pl. XII, fig. 2*a*) ou bien à des lambeaux de la couche protectrice, que la jeune radicelle a repoussée de côté, comme on le voit en *b* de la figure 5, planche VII.

Les radicelles en question se présentent sous deux formes: longue ou courte. Chez les dernières les articles prennent, à cause des étranglements, une forme sphérique ou ovoïde (plus ou moins allongée), selon les espèces; c'est pourquoi M. VAN TIEGHEM, qui en parle à propos des racines de *Podocarpus* [1]) les appelle mamelons ou verrues. J'ai donné la préférence au premier de ces deux termes.

Des radicelles longues se présentent chez *Podocarpus* (Pl. VII, fig. 1, 5; Pl. VIII, fig. 12, 13, 16, 17), *Juniperus*, *Casuarina* et *Celtis* (Pl. XII, fig. 2*a*). A un moment donné elles commencent à s'épaissir, de la manière ordinaire, et à se dépouiller de leur endoderme, ainsi que de leurs couches corticales. Quand ceci est terminé, il n'y a plus aucune différence entre ces racines qui se sont allongées par intermittences et les racines ordinaires, à croissance continue.

Les radicelles courtes, ou mamelons, semblent être plus fréquentes, mais peut-être cette fréquence n'est-elle qu'apparente et tient-elle à ce qu'on les remarque davantage que lorsqu'elles sont allongées. J'ai vu des mamelons chez les plantes suivantes: *Podocarpus* (Pl. VII, fig. 1, 5, 6; Pl. VIII, fig. 1—11, 14, 15), *Araucaria* (Pl. VII, fig. 3), *Dammara* (Pl. VII, fig. 2), *Juniperus* (Pl. VII, fig. 4), *Cupressus* (c'est-à-dire chez tous les *Conifères* étudiés [2])), puis chez le *Casuarina* (Pl. IX, fig. 1, 2), l'*Acer* (Pl. VII, fig. 10) et le *Liquidambar* (Pl. XI, fig. 4, 5). Les racines du *Celtis* portent des mamelons à peu près analogues; ils se distinguent cependant de ceux des autres plantes citées en ce que le jeune mamelon ne procède pas du sommet du mamelon-mère, mais qu'il prend une position latérale. Chez le *Celtis* ce ne sont donc pas de mamelons à croissance intermittente, mais simplement des mamelons ramifiés (Pl. XII, fig. 1, 2*a* et *b*, 3).

Les mamelons sont souvent placés régulièrement le long des radicelles ordinaires; ils restent toujours courts et ne forment

---

1) Ann. des Sc. Nat., Botan.; Série V, T. XIII, p. 195.
2) Les racines du *Pinus* n'en portent cependant pas.

donc jamais de radicelles longues. Ils croissent par intermittences et s'arrêtent à tout jamais après avoir repris un certain nombre de fois leur croissance; ce nombre est souvent de deux ou de trois, mais j'en ai vu aussi qui montraient jusqu'à six articles successifs. Les figures 1—10 de la planche VIII montrent comment de tels mamelons composés prennent naissance chez le *Podocarpus*.

Les articles qui se succèdent varient souvent en longueur; ce sont les premiers qui sont souvent les plus petits. On en voit des exemples dans les figures 4 et 5 de la planche XI, relatives au *Liquidambar*.

Les mamelons ne croissent jamais en épaisseur. A un certain âge, leur tissu cortical meurt, et quand celui-ci se détache il ne reste que le faisceau libéro-ligneux entouré de l'endoderme.

Les mamelons plus jeunes portés sur la portion amincie, paraissent alors pédicellés. On en voit un exemple dans la figure d'*Araucaria* (Pl. VII, fig. 3). Quand la racine-mère se dépouille de son tissu cortical primaire, tous les mamelons attachés à cette racine, meurent également et se détachent.

Une question se posait relativement aux radicelles et aux mamelons à croissance intermittente: est-ce l'influence de l'endophyte qui détermine à elle seule ce mode si particulier de croissance?

Au premier abord, je croyais pouvoir répondre affirmativement à cette question, attendu que tous les mamelons observés étaient invariablement infectés. Cependant, depuis lors j'en ai rencontré d'autres — assez rarement il est vrai, — qui n'étaient pas habités (j'ai déjà fait remarquer dans le chapitre précédent que chaque mamelon est infecté séparément). Les rapports entre ces radicelles sympodiales et l'endophyte ne sont donc pas si absolus que je l'avais cru d'abord, bien que je ne puisse me figurer que ce champignon n'entre pour rien dans la structure si anormale de ces racines. Les mamelons sont beaucoup plus fréquents sur les racines prises dans un sol riche en humus que sur celles qui se trouvent dans une terre moins riche, ce qui est en faveur de cette supposition.

Il ne faut pourtant pas oublier que M. Höveler [1]) a observé que les racines de *Phaseolus* et de *Zea Mais* se conduisent d'une manière quelque peu analogue: elles se ramifient beaucoup plus abondamment dans les couches d'humus que dans les couches de sable, de sorte que la composition du sol paraît avoir une grande influence sur la ramification des racines.

Mes observations sur des racines prises dans la nature, sont donc insuffisantes; des cultures en sol stérilisé permettraient seules de décider si l'accroissement intermittent est en rapport avec l'infection.

L'endophyte ne modifie que fort rarement la forme de l'organe infesté. Dans le cours de mes recherches je n'en ai vu que trois exemples. Le premier est celui des rhizoïdes du *Zoöpsis* (Pl. XV, fig. 1*a-d*). Après l'infection ils perdent leur forme cylindrique et se renflent au sommet, à l'endroit où le champignon a l'habitude d'entrer et où il forme son tortil d'hyphes. Mais quand l'infection s'effectue ailleurs, à quelque distance du sommet, comme on le voit dans la figure 1*d*, le rhizoïde se renfle en cet endroit-là.

Dans les deux autres exemples observés, chez le *Begonia* (Pl. IX, fig. 1—4) et le *Cotylanthera* (Pl. IX, fig. 6—9) l'infection est suivie d'un épaississement du parenchyme cortical. Les radicelles du *Begonia* prennent la forme de massues (elles semblent arrêter en même temps leur allongement) et celles du *Cotylanthera* sont renflées irrégulièrement en divers endroits; j'ai déjà parlé de ces deux exemples dans le chapitre premier.

L'épaississement en question est dû à la division, par des cloisons tangentielles (et radiales?), des cellules appartenant aux couches parenchymateuses externes; l'épiderme et l'exoderme n'y prennent aucune part. Le cloisonnement s'opère seulement dans les cellules non occupées; la division est donc provoquée par l'endophyte niché dans les cellules voisines. Cette influence se fait sentir à travers les cellules jusqu'à celles de la couche suivante, mais elle semble ne pas s'étendre

---

1) Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik; 1892, Bd XXIV, p. 295.

au-delà. Dans les parties non infestées des racines du *Cotylanthera* le tissu parenchymateux est formé de quatre couches; à la suite de la division cellulaire ce nombre s'élève jusqu'à huit ou neuf et l'épaisseur devient triple ou quadruple. Les radicelles occupées du *Begonia* s'épaississent un peu moins.

Caractères internes des racines habitées.

Les racines infestées n'hébergent pas toujours d'endophyte sur toute leur longueur, ni dans le parenchyme cortical tout autour; les cas du *Begonia* et du *Cotylanthera* dont nous venons de parler, et les racines du *Coffea* traitées par l'hydrate de potassium (voir p. 117 et Pl. V, fig. 2) en sont des preuves évidentes. Chez les autres plantes il en est de même. Dans les radicelles minces le champignon occupe souvent le parenchyme tout autour de l'endoderme, mais dans celles qui sont plus épaisses il ne s'étend pas sur tout le pourtour, de sorte qne le tissu infesté ne comprend qu'une partie de la circonférence. L'*Ophioderma* en offre un exemple; l'esquisse 11, Pl. IX, où la partie infestée est grisâtre, le montre nettement.

J'ai déjà mentionné (p. 114) que ce sont surtout les racines superficielles du *Coffea* qui hébergent l'endophyte, et que dans celles qui sont enfouies dans les profondeurs du sol, le champignon est beaucoup moins fréquent. Il est facile de le démontrer pour le *Coffea*, grâce au réactif déjà cité, mais je suis convaincu que chez les autres plantes les racines sont également plus infectées dans les parties les mieux aérées du sol.

C'est surtout parce que l'endophyte n'occupe qu'en partie les tissus de son hôte, que nous avons préféré ne pas employer le terme „mycorhize endotrophe" que M. Frank à choisi pour ces cas de symbiose, en opposition avec ses „mycorhizes ectotrophes". Pour ces dernières le cas est bien différent: les racines entourées d'une couche épaisse de filaments serrés, ont subi de tels changements dans leur aspect, grâce surtout à leur ramification coralliforme, qu'on peut les distinguer toujours du premier coup d'œil des racines ordinaires. La racine ainsi enveloppée forme un ensemble symbiotique bien caractérisé,

auquel on peut très bien donner un nom particulier, „mycorhize". Mais il n'en est pas de même pour notre endophyte, puisque les racines habitées par lui ne manifestent par aucun caractère externe si elles sont habitées par l'endophyte, ni en quels endroits elles l'hébergent. Dans ces conditions je crois superflu, et même peu recommandable, d'employer un terme spécial pour désigner les parties d'un organe qui vivent en symbiose avec une autre plante, alors que les parties voisines vivent à elles seules.

Le champignon détermine souvent des modifications plus ou moins notables dans les diverses parties de la cellule.

C'est en premier lieu le volume de la cellule habitée qui est modifié; souvent la cellule infectée devient plus grande. Le *Lecanorchis* (Pl. XIII, fig. 2) et le *Disporum* en offrent de beaux exemples. Les racines de ces deux plantes contiennent une couche de parenchyme, dans laquelle les cellules sont déjà plus grandes que dans les autres, quand elles ne sont pas envahies. Mais leur volume augmente encore dès que l'infection a eu lieu. Dans les racines d'autres plantes on voit souvent aussi que les couches internes (contenant les sporangioles) sont composées de cellules plus grandes que les couches externes du parenchyme; on ne sait cependant pas si cette différence est due à l'influence de l'endophyte, ou non.

La division des cellules dans le voisinage du tissu occupé est une preuve indubitable de l'influence que l'endophyte exerce sur son hôte; je viens de décrire ce que j'ai observé chez le *Begonia* et le *Cotylanthera*; il suffit donc de les citer ici.

Je n'ai vu qu'une seule fois la paroi cellulaire subir une modification à la suite de l'infection. C'est dans les cellules de passage du *Lecanorchis* (Pl. XIII, fig. 3, 6); il s'y forme des excroissances cylindriques de cellulose qui descendent, au milieu des hyphes, jusqu'à mi-hauteur de la cellule. Elles sont toujours attachées à la paroi externe; je n'en ai vu qu'une seule insérée sur la paroi latérale (fig. 6), assez près de la membrane externe.

Les modifications du contenu des cellules se manifestent plus fréquemment à la suite de l'infection.

Le noyau présente souvent des transformations plus ou moins étendues. Chez la plupart des espèces les changements se bornent à un agrandissement plus ou moins considérable, accompagné parfois d'une multiplication des corpuscules nucléaires. Chez le *Phajus* et le *Myrmechis*, entre autres, il n'y a que peu de différences entre le noyau normal et le noyau de la cellule envahie, mais elles sont beaucoup plus accusées chez le *Gonyanthes* et le *Dysoxylum* (Pl. XV, fig. 6*d*, *e*).

Le *Lecanorchis* est cependant la seule plante où j'ai vu les noyaux subir une transformation complète: son accroissement est le prélude d'une division répétée. Celle-ci est toujours directe, comme le font voir les figures 3 et 4*a*—*i*, Pl. XIV. La figure 4*a* représente le noyau d'une cellule inhabitée et le 4*b* celui d'une cellule occupée par l'endophyte; le dernier ne s'est pas encore divisé. Les noyaux des figures 4*c*—*e* (chaque figure prise dans une cellule différente) se sont déjà divisés ou bien se trouvent en voie de division; dans les figures 4*f* et 4*h* la fragmentation se répète et dans la figure 4*g* il s'est déjà formé quatre noyaux-filles, munis chacun de deux à quatre corpuscules nucléaires.

Quelques-uns des auteurs qui sont cités dans le cours de ce travail, ont aussi remarqué des noyaux agrandis dans des cellules infestées, mais aucun d'eux ne mentionne leur division. M. Treub a vu cependant, dans le prothalle de *Lycopodium Phlegmaria* des noyaux de forme étrange dans les cellules infestées internes [1]).

On connaît d'ailleurs deux autres cas où les noyaux de cellules qui sont soumises à l'influence d'un organisme étranger, se divisent plusieurs fois de suite et toujours d'une manière directe. M. Prilleux [2]) a signalé le premier de ces cas dans des tissus hypertrophiés sous l'action des piqûres de pucerons, et M. Treub signale la fragmentation du noyau dans les racines de canne à sucre infestées par le *Heterodera javanica* [3]). Dans

---

1) Annales, T. V, p. 113; Pl. XXII, fig. 12, 13.
2) Ann. des Sc. nat., Botanique, Série VI, T. 10 (1881), p. 352.
3) Annales, T. VI, p. 95; Pl. X, fig. 1—6.

le dernier cas, quelques-unes des cellules, situées près de la tête du parasite, acquièrent des dimensions démesurées; elles finissent par contenir un grand nombre de noyaux qui se multiplient par division directe.

L'amidon, que les cellules du tissu cortical renferment d'habitude, commence à disparaître dès que le champignon y fait son entrée. Dans les cellules qui viennent seulement d'être infectées, on en trouve encore quelques grains, comme dans celles du *Coffea*, représentées dans la figure 10 de la planche VI.

Les cellules qui touchent au tissu infesté sont cependant souvent bourrées de cette matière, comme par exemple chez le *Psilotum*, le *Disporum*, le *Lecanorchis* et plusieurs autres. Les grandes cellules qui constituent la seconde couche du parenchyme chez le *Lecanorchis* contiennent ordinairement un protoplasme peu abondant, creusé de grandes vacuoles (Pl. XIII, fig. 2); ces cellules se remplissent d'un contenu finement granuleux dès qu'elles sont infestées. La couleur que prend cette masse par une solution iodée montre qu'elle contient beaucoup d'amidon. Dans les cellules qui sont infestées depuis plus longtemps, le contenu, sans avoir changé sensiblement d'aspect, se colore en jaune par ce même réactif, ce qui indique que l'amidon préalablement accumulé, a disparu dans la suite.

Chez certaines plantes, les petits grains d'amidon (se colorant en rouge par l'iode) sont renfermés dans de petites membranes (protoplasmiques?) et s'accumulent en général autour du noyau. C'est ce qui a lieu chez l'*Ophioderma*, le *Myrmechis* et quelques autres; dans les cellules infestées les membranes sont toujours vides et l'on retrouve leurs parois inaltérées autour du noyau, comme le montre la figure 12 et 13, Pl. IX.

L'absence de grains d'amidon dans les tissus occupés par l'endophyte a déjà été remarquée par plusieurs auteurs.

La disparition de cette substance n'est ordinairement suivie d'aucun autre changement dans le contenu de la cellule. Il n'en est cependant pas ainsi pour les racines du *Coffea* et du *Viburnum*. Dans les cellules qui sont en train de perdre leur

amidon, on voit apparaître des corps sphériques de couleur jaune, formés d'une paroi plus ou moins épaisse, avec un contenu homogène (Pl. VI, fig. 10); j'en ai longuement parlé dans le chapitre premier (p. 117), et je puis me borner à rappeler ici qu'ils se dissolvent dans une solution forte d'hydrate de potassium en prenant une couleur rouge foncé chez le *Coffea* et jaune chez le *Viburnum*. C'est grâce à ce changement de teinte qu'il m'a été possible de reconnaître rapidement en quels endroits siégeait l'infection dans les racines de *Coffea*. L'application de ce réactif aux racines de *Viburnum* ne donne pas un résultat aussi net, puisque le contenu des cellules épidermiques se colore en noir, cachant à la vue le changement de couleur que subissent les tissus internes.

Les faits résumés dans ce chapitre démontrent donc que la plupart des racines subissent, d'une manière ou d'une autre, l'influence de leur hôte, mais que les changements sont le plus souvent de peu d'importance. La disparition de l'amidon est le seul phénomène qui ne manque chez aucune des plantes infectées.

IV. Résumé et conclusions théoriques.

Résumé. Les faits principaux qui ont été décrits dans les chapitres précédents peuvent se résumer comme suit:

Le champignon endophyte habite les racines, et surtout les racines superficielles de la grande majorité des plantes étudiées (69 sur 75). Ces plantes, appartenant aux groupes les plus divers ont été récoltées dans la forêt vierge de Tjibodas ou dans son voisinage.

L'endophyte enfonce dans les racines un filament plus ou moins épais qui se dirige sans retard vers les tissus profonds; il traverse, sans beaucoup se ramifier, les assises superficielles. Puis les hyphes se mettent brusquement à envahir les tissus voisins dans toutes les directions, de façon à les exploiter aussi complètement que possible. Elles produisent en même temps des „vésicules" (kystes?). Enfin les hyphes pénètrent

dans les couches plus profondes et donnent naissance, dans les cellules, aux „sporangioles" [1]) dont le diamètre varie de 2,5 μ à 23 μ. Ceux-ci renferment un nombre plus on moins considérable de „sphérules", qui sont remplies de petits „granules". Quand les granules sont mis en liberté, les cellules paraissent bourrées d'une masse granuleuse, plus on moins opaque. Les seules plantes qui ne possèdent pas de sporangioles sont les sept plantes citées page 158 et les Orchidées.

Chez la plupart des plantes étudiées, l'endophyte pénètre de plus en plus loin, jusqu'à ce qu'il atteigne l'endoderme. Chez d'autres, il n'arrive pas si loin; son arrêt est parfois en rapport avec des particularités que présentent les cellules internes.

Le filament infectant passe toujours à travers une cellule épidermique; les hyphes et les vésicules, qui occupent le tissu sous-jacent, sont tantôt intra-, tantôt intercellulaires, mais les sporangioles se développent uniquement *dans* les cellules des couches *les plus internes* [2]).

L'endophyte se niche dans toutes les cellules des couches internes qu'il rencontre sur son chemin, à condition que les cellules renferment des substances nutritives. Il évite scrupuleusement toutes celles qui n'en contiennent pas (cellules à cristaux) aussi bien que celles dont le contenu lui est particulièrement désagréable (tannin, résine). Il n'entre jamais non plus dans les cellule à chlorophylle; fait assez étrange, puisque ces cellules sont riche en matières utilisables; nous rechercherons plus loin les raisons de ce dédain.

Chez le *Rhododendron* et le *Vaccinium* cependant (comme d'ailleurs chez les autres Ericacées, les Epacridées et les Empétrées, d'après M. Frank et chez le *Burmannia capitata* d'après M. Jonow) l'endophyte se développe entièrement et exclusivement dans l'épiderme. Il faut sans doute rattacher cette disposition à la

---

1) J'ai déjà fait remarquer (p. 63) que le terme »sporangiole" n'indique pas que ces organes peuvent d'une manière quelconque contribuer à la propagation de l'endophyte.

2) Les hyphes des autres champignons (parasites?), qui existent parfois dans les racines, se comportent toujours tout autrement que celles de l'endophyte en question (p. 168).

structure anatomique de ces racines; en effet, leur écorce n'est formée en général que d'une seule couche de cellules, l'épiderme, ou de deux couches (les Ericacées, etc.); dans les radicelles du *Burmannia* (d'après la figure que M. Johow en donne), tout le tissu interne semble mourir très jeune, pour former des canaux aérifères, et il en reste à peine quelques cellules vivantes. Faute de tissu interne, l'endophyte se développe donc chez ces plantes dans l'unique couche de cellules qui reste: l'épiderme.

Après l'infection d'une partie du tissu cortical, les grains d'amidon commencent à disparaître non seulement dans les cellules occupées, mais souvent aussi dans leurs voisines encore indemnes, ou même dans tout le tissu cortical. L'endophyte se nourrit de cette substance.

En dehors de ces troubles nutritifs, les cellules ne subissent aucun changement de quelque importance. Jamais une cellule ne meurt à la suite de l'infection.

Les affinités systématiques de l'endophyte avec les autres champignons sont absolument inconnues en ce moment: en effet, les organes qu'il produit dans les tissus ne peuvent guère être comparés à ceux des champignons ordinaires. Il est vrai que M. Treub [1]) et M. Bruchmann [2]) ont supposé qu'il représenterait une espèce de *Pythium*, mais cette supposition se base uniquement sur ce fait que l'infection des prothalles d'*Equisetum* est causée par un véritable *Pithium* parasite [3]).

Dans les tissus de ses hôtes, le champignon manque donc de caractères spécifiques. Aussi plusieurs savants ont-ils déjà essayé de cultiver le champignon isolément, en dehors des racines [4]).

M. Reissek obtint un champignon qui produisait des spores allongées et plusieurs fois cloisonnées, analogues à celles du genre *Fusisporium*; c'est pourquoi le champignon reçut le nom de *Fusisporium endorhizum*. M. Schacht, ayant déposé dans une

---

1) Annales; 1886, T. V, p. 124. 2) l. c., p. 311. 3) voir p. 58
4) Reissek; Die Endophyten der Pflanzenzelle; Wien, 1846.
Schacht; Grundzüge der Botanik; 3e Auflage, I, p. 303.
Wahrlich; l. c., p. 481.
Kühn; l. c., p. 493, 495.

atmosphère humide des tronçons de racines d'un *Limodorum* (Orchidée) vit se développer un mycélium avec de petits corps qui avaient quelque analogie avec les fruits d'un *Eurotium*; il s'y montrait aussi des spores cloisonnées en forme de massue. Le champignon qui se présentait dans les cultures de M. Wahrlich produisit d'abord des spores analogues aux microgonidies, puis des mégalogonidies et ensuite des périthèces rouges foncés, comparables à ceux du genre *Nectria*. M. Kühn a observé aussi des spores vertes ou jaunes, sur le mycélium qui se développait sur des racines de *Marattia* et de *Kaulfussia*.

Dans tous ces essais de cultures, il reste à démontrer que le champignon est vraiment l'endophyte des racines employées, et non quelque autre, venu du dehors. Pour être convainquantes, les expériences doivent être préparées et exécutées avec toutes les précautions possibles pour éviter l'accès des germes de champignons étrangers. Les expériences citées n'ont certes pas été faites avec assez de soin. M. Wahrlich a bien eu la précaution de faire ses cultures en des endroits différents, et avec des racines d'une même espèce, provenant de divers jardins botaniques, mais tout cela n'exclut pas la possibilité qu'un autre champignon se soit développé à la place de l'endophyte. Cette supposition est d'autant plus vraisemblable que l'auteur dit avoir observé lui-même des appareils conidiens qui n'appartenaient pas au champignon en question.

Les tentatives faites par M. Frank pour cultiver l'endophyte isolé de son hôte, ne donnèrent aucun résultat [1]). Les miennes, entreprises avec des tronçons de racines du *Coffea* déposés sur un mélange de gélatine et d'agar-agar avec les autres substances nécessaires, ne réussirent pas non plus. En outre, je suis convaincu que bien d'autres savants ont tâché de cultiver ce champignon si intéressant, mais qu'ils n'ont rien publié, leurs efforts n'ayant pas été couronnés de succès.

M. Frank conclut de la non-réussite de ses expériences, que le champignon en question s'est tellement dégénéré par sa vie

---

1) Lehrbuch der Botanik; 1892, Bd I, p. 267.

symbiotique, qu'il a perdu entièrement la faculté de jamais vivre seul. Une pareille conclusion ne me paraît pas du tout fondée. D'abord elle n'est basée que sur un petit nombre d'expériences, faites dans des conditions peu variées. Ensuite nous avons vu que le champignon produit des vésicules, qui remplissent probablement le rôle de kystes et doivent servir à la propagation du champignon: les filaments qu'elles forment sans doute en germant, doivent nécessairement vivre pendant un certain temps dans le sol, avant de pouvoir attaquer de nouvelles racines.

Si les essais de culture de l'endophyte n'ont donné jusqu'à présent que des insuccès, c'est, me semble-t-il, parce que nous ignorons quelles sont les conditions nécessaires à son développement, conditions qui sont peut-être de nature très spéciale.

En somme, nous ne savons rien quant à la place systématique qu'on assignera un jour à l'endophyte.

Une autre question, à laquelle on pourrait dès à present donner peut-être une réponse quelque peu fondée, est celle-ci: est-ce que les endophytes de toutes les plantes étudiées constituent une seule espèce, ou tout au moins un petit nombre d'espèces affines, — ou bien, appartiennent-ils à des types de champignons très différents?

En comparant entre eux les caractères morphologiques des organes que les endophytes produisent dans les diverses plantes, ainsi que leur façon de se comporter vis-à-vis de leurs hôtes, on pourrait distinguer les trois cas suivants:

1°. Les endophytes de toutes les plantes dont il a été question dans ce travail (excepté les quelques espèces qui sont citées plus bas), montrent tant de points de ressemblance dans la morphologie et dans la biologie, qu'on ne peut pas hésiter à déclarer que ces champignons sont très voisins. Il y a cependant quelques remarques à faire:

Relativement au *Zoöpsis*, tant que l'origine des sphères déjà décrites n'aura pas été élucidée, j'hésiterai à croire que son endophyte soit étroitement apparenté à celui des autres. Si ces organes sont véritablement des sporangioles, il ne peut

plus rester aucun doute sur l'affinité de ce champignon avec les autres endophytes.

Dans les racines du *Vaccinium* et du *Rhododendron* (et, d'après M. Frank, dans celles des autres représentants des familles des Ericacées, des Epacridées et des Empétrées) l'endophyte occupe exclusivement les cellules épidermiques, ce qui, au premier abord, l'éloigne de tous les autres. Remarquons pourtant que le tissu cortical de ces racines n'est composé que de l'épiderme et d'une couche sous-jacente, ou bien de l'épiderme seul; l'endophyte n'a donc pas beaucoup de choix. La présence des sporangioles lève d'ailleurs tous les doutes quant à l'existence d'une différence essentielle entre cet endophyte et celui des autres plantes.

Il est plus difficile de se rendre compte des rapports de parenté entre les organismes décrits ici et ceux dont parlent les auteurs; il faut remarquer surtout que leurs exposés sont nécessairement incomplets pour tout ce qui touche aux sporangioles, qui représentent d'après mes observations les organes les plus importants au point de vue morphologique.

Néanmoins, si l'on considère tout l'ensemble du développement, on trouve entre tous ces champignons tant de traits de ressemblance qu'on ne peut s'empêcher de leur assigner dans le système une place pas bien éloignée de celle qu'occupent les endophytes des espèces étudiées dans ce travail.

2°. Les Orchidées renferment des endophytes qui sont morphologiquement un peu différents de ceux des autres plantes. Ils ne sont pas non plus tout à fait semblables entre eux, et on peut les ranger en trois groupes. Dans les deux premiers groupes les filaments mycéliens se comportent comme d'habitude; la différence tient à ce que des organes spéciaux semblent remplacer les sporangioles.

Le premier groupe contient seulement le *Lecanorchis*, chez lequel la couche infestée interne renferme les sacs à paroi très mince qui contiennent des corps (albuminoïdes?) arrondis. S'il est vrai, comme je le pense, que ceux-ci se résolvent à la fin en menues granulations qui se répandent dans la cellule, les

sacs en question auraient une grande ressemblance avec les sporangioles.

Dans le second groupe se rangent le *Phajus* et le *Myrmechis*; il faut y ajouter, d'après les savants déjà cités, la plupart des autres Orchidées. Chez eux les couches internes contiennent, au milieu d'un tortil de filaments, les grands corps jaunes qui ont été tant de fois le sujet d'études spéciales.

Pour ce qui est des différences entre ces Orchidées et les autres plantes, il faut remarquer cependant que la signification des sacs du *Lecanorchis* et des grands corps jaunes des autres Orchidées n'est pas encore suffisamment connue. Aussi est-il possible, et même probable, qu'une étude ultérieure les rapprochera des sporangioles, organes qu'ils remplacent si exactement quant à leur position. Dans ce cas l'endophyte de ces Orchidées ne s'éloignerait que fort peu de ceux des plantes ordinaires.

Les cellules infestées des plantes qui rentrent dans le troisième groupe des Orchidées, (*Dendrobium*, et aussi, d'après M. Wahrlich, le *Vanda*, le *Cypripedium*, le *Sobralia* etc.) renferment chacune un ou plusieurs corps centraux, reliés à ceux des cellules voisines au moyen de filaments droits, à paroi épaissie. L'aspect étrange de cet endophyte serait peut-être suffisant pour la faire séparer des autres, si ce n'était que les corps en question, d'abord nus, s'enveloppent plus tard (toujours?) d'un tortil de filaments minces. Il en résulte que le contenu des cellules ressemble alors beaucoup à celui des cellules occupées des autres Orchidées. Peut-être ces corps centraux sont-ils analogues aux grands corps jaunes; cependant avant de conclure à l'identité il sera nécessaire d'étudier en détail leur développement.

3°. Il ne nous reste maintenant que les endophytes du *Psilotum*, du *Lycopodium Phlegmaria* et du *L. cernuum*: ces champignons ont ceci de commun, que les sporangioles leur manquent absolument; et faute de caractères spécifiques suffisants, on ne sait s'il faut, ou non, les considérer comme alliés aux autres. En résumé: à part quelques cas encore indécis, les endophytes

de toutes les plantes ont des caractères presque identiques et se comportent de la même façon, quelque variées que soient les conditions dans lesquelles ils se développent. Aussi est-on amené à les considérer comme appartenant à un même groupe de champignons.

Conclusions théoriques.

Les questions principales qui se posent relativement à la vie de l'endophyte sont celles-ci:

Pourquoi le champignon et la racine vivent-ils en commun?

Quel rôle chacun d'eux joue-t-il dans le composé symbiotique?

Voyons d'abord ce qu'on trouve dans les auteurs relativement à ces questions.

M. Pfeffer a été, à ce qu'il paraît, le premier qui ait reconnu un cas de symbiose dans les racines (des Orchidées) hébergeant des filaments mycéliens. Ce savant dit [1]): „Hier (bei *Neottia*) kann man in der That nicht umhin anzunehmen, dass eine Association vorliegt, aus welcher auch die bewirthende *Orchidee* Nutzen zieht, indem sie von dem parasitisch und saprophytisch lebenden Pilze Nährstoffe empfängt, welche die Pilzfäden aus den Boden aufnahmen.... Ich bin zwar überzeugt dass die *Orchideen* auch ohne solche Pilze bestehen können, indess ist damit nicht ausgeschlossen, dass die Pilzfäden, da wo sie vorhanden sind, ihrem Wirthe Nutzen bringen."

M. Treub a énoncé plus tard une supposition analogue pour le prothalle de *Lycopodium Phlegmaria*. Cet auteur est aussi d'avis qu'il existe du mutualisme entre les deux organismes [2]): „Le champignon abrité par le prothalle, pourrait payer le service rendu, en contribuant à la nourriture de son hôte."

M. Frank croyait d'abord à une analogie physiologique complète entre les „mycorhizes endotrophes" et les „mycorhizes ectotrophes", de sorte que l'endophyte des Orchidées serait un organe destiné à assimiler les matières humiques du sol [3]).

---

1) Landwirthsch. Jahrb.; 1877, p. 997.
2) Annales; 1886, T. V, p. 113.
3) Ber. d. d. botan. Gesellsch.; 1887, Bd V, p. 407.

Plus tard M. Frank a modifié son opinion [1]). Ayant observé que les tortils de filaments jeunes se colorent fortement par le bleu d'aniline, tandis qu'ils ne se colorent plus du tout quand ils sont âgés, l'auteur conclut que les cellules infestées, encore vivantes, s'approprient les matières albuminoïdes des jeunes filaments et qu'à la fin il ne reste de ceux-ci que les membranes vides. M. Frank formule comme suit sa conclusion: „Wir haben also hier ein neues, ganz eigenartiges Symbiose-Verhältniss zwischen einer Pflanze und einem Pilze, wovon erst jetzt Beispiele bekannt werden. Denn der Pilz ist hier gleichsam in den Wurzelzellen gefangen, wo er als sichere Beute zuletzt von der Pflanze aufgezehrt wird. Die Erscheinung entspricht, mutatis mutandis, genau dem Insectenfang der insectenfressenden Pflanzen, und wir können daher die endotrophen Mycorhizen als *Pilzfallen*, und die betreffende Pflanzen als *pilzverdauende Pflanzen* bezeichnen."

M. Groom [2]) discute longuement les propriétés physiologiques de l'endophyte, et le rôle que jouent les deux composants l'un envers l'autre. Il reprend d'abord la première des deux conclusions de M. Frank, délaissée ultérieurement par ce savant, relativement à l'analogie complète des fonctions des „mycorhizes endotrophes" et des „mycorhizes ectotrophes", et dit (p. 357): „the distribution of the two forms of mycorhiza, and the occurrence of transition stages between their extreme form [3]) militate against the view that the physiological significance is not the same in both."

M. Groom rappelle ensuite qu'on a constaté une augmentation sensible d'azote dans les cas de symbiose de certaines algues avec des bactéridies, ainsi que dans les tubercules radicaux des Légumineuses; il conclut par analogie pour la symbiose du *Thismia* (pag. 359): „that the Fungus always absorbs, for the benefit of the community, unoxidized or feebly

1) Ber. d. d. bot. Gesellsch.; 1891, Bd IX, p. 244.
Lehrbuch der Botanik; 1892, Bd I, p. 267.
2) Annals of Botany; 1895, Vol. IX, p. 350—360.
3) M. Groom fait allusion aux »mycorhizes endotrophes" des Ericacées, etc. où champignon n'occupe que les cellules de l'épiderme.

oxidized nitrogenous bodies which are not easely worked up by the host."

Ces suppositions, outre qu'elles sont plus ou moins vagues, n'expliquent en aucune façon pourquoi le champignon va s'insinuer, de son propre mouvement, dans les tissus de la racine. M. Treub suppose, il est vrai, qu'il y pénètre pour se faire abriter; mais contre qui, ou contre quoi? Nous verrons plus tard que ma conclusion sur ce point est analogue à celui de ce savant, mais j'espère pouvoir indiquer quelle est l'influence néfaste que le champignon cherche à fuir, quand il commence à mener une vie symbiotique.

Afin de procéder méthodiquement, voyons d'abord quels sont les principaux faits bien constatés, qui peuvent nous fournir des indications sur la biologie de la racine infestée.

Le champignon, qui pendant un certain temps vit librement dans le sol, pénètre ensuite de sa propre volonté dans une jeune racine quelconque. Il perfore l'épiderme, passe à travers les couches externes et dès qu'il est arrivé à une certaine profondeur, s'étend vivement dans tous les sens. Mais il n'atteint le *summum* de son développement, tant au point de vue qualitatif qu'au point de vue quantitatif, que lorsqu'il a pénétré jusque dans les couches profondes, les seules où il produise des sporangioles.

C'est seulement chez un petit nombre d'espèces (p. 182) que l'endophyte se développe exclusivement dans l'épiderme.

Le champignon se niche dans toutes les cellules parenchymateuses ordinaires, mais il évite celles qui ne renferment pas de matières nutritives, et celles qui contiennent une substance qui le repousse. Il évite aussi avec soin les cellules à chlorophylle.

Chaque région infestée des tissus internes ne communique avec les hyphes vivant librement dans le sol, que par un seul filament, souvent assez mince. Ces hyphes libres ne possèdent aucun organe d'absorption qui leur permette de tirer du sol des substances solubles en quantité quelque peu considérable.

L'amidon disparaît de toutes les cellules infestées (et souvent aussi du tissu cortical tout entier); il sert de nourriture à

l'endophyte. La quantité d'hydrates de carbone que le champignon enlève de cette manière à son hôte est souvent assez grande, mais quoique ces substances aient une grande valeur pour la plante, leur soustraction n'exerce jamais d'influence nuisible sur les racines.

L'absence de tout dommage prouve qu'il s'agit simplement d'un échange de bons procédés: la racine rend service au champignon; — celui-ci rend à la racine un service au moins équivalent. (Dans d'autres cas de symbiose, le service consiste sans doute dans la protection offerte à celui des deux commensaux qui fournit la nourriture, mais dans le cas présent, cet avantage est encore du côté du champignon).

Il semble donc bien que le service rendu à la plante est de nature matérielle, c'est-à-dire que le champignon cède à son hôte des substances que celui-ci a de la peine à se procurer.

Les substances que l'endophyte peut mettre à la disposition de la plante sont: des sels inorganiques, des matières organipues non azotées, et des substances azotées.

Il est peu probable que l'endophyte fournisse à la plante des substances qu'il doit puiser lui-même dans le sol, ou celles qu'il doit préparer avec ce qu'il absorbe dans le sol; en effet le champignon ne possède guère d'organes d'absorption, et d'autre part, les communications entre les hyphes libres et les hyphes engagées dans les tissus sont difficiles et insuffisantes. Comment alors le champignon pourrait-il fournir de sels inorganiques, des matières organiques non azotées? D'ailleurs on comprendrait difficilement que l'endophyte cédât à la plante des substances organiques non azotées, alors qu'on le voit vivre des hydrates de carbone de son hôte.

Les obstacles à l'absorption sont si considérables que le champignon ne pourrait pas non plus puiser dans le sol des substances azotées pour les offrir à son hôte sous une forme plus assimilable.

De tout ceci il résulte que selon toute probabilité, le champignon s'empare d'azote libre et qu'il l'emploie à élaborer des substances nutritives cédées plus tard à la plante hospitalière. Pour se procurer l'azote, l'endophyte n'est pas obligé de le

prendre dans de sol et de le faire passer par ses filaments pour le transporter ainsi au siège de la réaction. Les méats intercellulaires ne contiennent-ils pas de l'air dans lequel les cellules puisent leur oxygène, et dans lequel les hyphes peuvent donc aussi puiser l'azote?

L'endophyte, logé dans le tissu radical, aurait donc la faculté d'assimiler l'azote libre de l'air.

Quoique cette conclusion me paraisse tout à fait logique, il ne serait cependant pas permis de baser sur les seules considérations qui précèdent une hypothèse d'une telle importance. A défaut de données expérimentales suffisantes, cherchons s'il y a des cas analogues, mieux étudiés, et voyons ce qu'ils peuvent nous apprendre. Voici quatre cas de symbiose dans lesquels les champignons (au sens le plus large du mot) vivent entourés de cellules d'un organisme différent:

1° le *Frankia*, dans les nodosités des Eléagnées, de l'*Alnus*, etc.

2° le *Rhizobium*, dans les nodosités des Légumineuses,

3° le *Bacillus caucasicus*, dans les grains de „kéfyr", et

4° le *Clostridium Pasteurianum*, le microbe fixateur d'azote libre de l'air, au milieu d'autres microbes.

Le dernier de ces exemples, morphologiquement le plus simple, est en même temps celui qui est le mieux connu sous tous les rapports, grâce aux travaux récents de M. Winogradsky [1]).

On peut résumer comme suit les principales conclusions que ce savant a déduites de ses expériences:

Le seul microbe qui possède la faculté de fixer l'azote libre de l'air, et qui se trouve dans les terrains les plus divers, est le *Clostridium Pasteurianum*. Dans des liquides nutritifs privés de la moindre trace d'azote combiné, le *Clostridium* se développe vigoureusement, grâce à sa faculté d'assimiler l'azote atmosphérique. La seule condition essentielle est que les cultures soient impures, c'est-à-dire qu'il y ait d'autres microbes qui se développent à côté du *Clostridium*; le plus souvent il y a deux espèces de bacilles qui lui tiennent compagnie. Dans les colonies qui se for-

1) Recherches sur l'assimilation de l'azote libre de l'atmosphère par les microbes; Arch. des Sciences Biologiques de St Pétersbourg; 1895, T. III, p. 297—352.

ment, le *Clostridium* „composait pour lui seul la partie la plus considérable de ces masses, en y formant des nids, entourés de l'enchevêtrement des longs filaments bactériens" (p. 309).

Le *Clostridium*, ensemencé à l'état de pureté dans le même liquide, et exactement dans les mêmes conditions de culture, ne se développe cependant jamais. La cause en est que que le *Clostridium* en question est un microbe strictement anaérobie. Etant données les exigences spéciales de cet organisme anaérobie, il paraît assez étrange à première vue qu'on le trouve néanmoins dans le sol aéré. La solution de cette énigme est fournie par M. Winogradsky: „un microbe strictement anaérobie peut vivre normalement et pendant un nombre de générations indéfini dans un milieu aéré, s'il est protégé de l'action de l'oxygène par l'association d'espèces aérobies" (p. 326).

Le *Clostridium* s'entoure donc d'une couche d'autres microbes, aérobies ceux-là, (pouvant appartenir à diverses espèces) qui l'abritent contre l'accès de l'oxygène de l'air; ainsi enveloppé et protégé, il fixe l'azote libre de l'air, qui pénètre jusqu'à l'intérieur des colonies. Les microbes associés absorbent l'oxygène de l'air et profitent des substances azotées que le *Clostridium* prépare, aux dépens de l'azote gazeux. S'il n'en était pas ainsi, les autres bactéries ne pourraient pas se développer, à côté du *Clostridium*, dans des milieux absolument privés d'azote combiné.

Les grains de „kéfyr" sont là pour prouver, me semble-t-il, que la conclusion de M. Winogradsky est également applicable à des organismes d'un tout autre ordre. Les grains en question sont composés du *Saccharomyces Kéfyr* et du *Bacillus caucasicus* [1]); le premier est une levure, un peu plus petite que le *Saccharomyces cerevisiae*, le second est un ferment lactique.

Dans les grains les bacilles forment une masse visqueuse, composée de très petites zooglées, et entourée d'une couche de cellules de la levure. Ces dernières se trouvent fort rarement à l'intérieur des grains, et jamais on ne voit de bacilles à la surface des colonies.

---

1) Beyerinck, Handelingen van het tweede Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres; 1889, p. 108, où on trouve aussi la bibliographie du sujet.

Le ferment forme de l'acide lactique en présence de l'oxygène de l'air aussi bien que dans une atmosphère sans oxygène; on peut donc le considérer comme un aérobie facultatif [1]).

M. Beyerinck est d'avis que la symbiose des deux organismes a pour objet d'empêcher les autres microbes de se développer dans le lait modifié sous leur action combinée, et d'éloigner ainsi les bactéries de la putréfaction. J'admets volontiers que l'association du bacille avec la levure est rendue durable par les facilités qu'elle leur offre pour exploiter le milieu sans avoir à craindre de concurrence, mais il me paraît peu vraisemblable que cette symbiose ait eu primitivement ce but. Si nous considérons d'une part la situation relative des deux composants, et d'autre part le fait que le microbe redoute l'accès continu d'oxygène libre, il est impossible de méconnaître l'analogie frappante qui existe entre ces grains de kéfyr et les colonies hétérogènes du *Clostridium*, étudiées par M. Winogradsky.

La ressemblance est telle que j'aime mieux chercher le but de la symbiose du *Bacillus caucasicus* avec le *Saccharomyces Kéfyr* dans la tendance du premier à éviter l'arrivée exagérée d'oxygène. Il est bien évident que le *Saccharomyces* profite aussi de la vie commune, sinon il ne se grouperait pas toujours d'aussi bon gré autour des microbes; ce sont sans doute les produits secondaires de la nutrition du bacille qui retiennent la levure.

Les nodosités radicales des Légumineuses, qui semblent au premier abord tout différentes des deux exemples que je viens de citer, ont cependant avec ceux-ci pas mal d'analogie au point de vue biologique.

Les faits connus jusqu'à présent sur la vie du *Rhizobium*, le champignon de ces nodosités, ont été résumés en ces termes par M. Laurent, à la fin de son travail sur cet organisme [2]): „Les germes du *Rhizobium*, mélangés à la terre arable, se

---

1) Je préfère ne pas faire de distinction entre les »anaérobies facultatifs" et les »aérobies facultatifs" comme le font M. Hueppe et d'autres savants, puisque les différences entre ces deux groupes sont purement quantitatives, et souvent fort difficiles à estimer.

2) Annales de l'Institut Pasteur; 1891, T. V, p. 138.

développent au contact des poils radicaux des Légumineuses, y pénètrent à l'état de filament, et donnent lieu à un développement cellulaire anormal. Lorsqu'il assimile l'azote de l'air, le mycélium produit par bourgeonnement une infinité de corpuscules, les bactéroïdes, riches en matière albuminoïde. Plus tard, ces corpuscules se dissolvent et sont utilisés par la plante hospitalière pour sa propre nutrition. Quant au microbe, il se conserve soit par des spores nées dans les bactéroïdes, soit par des kystes qui persistent après la résorption des filaments mycéliens."

M. Beyerinck [1]) dit du *Bacillus radicicola* qu'il est un aérobie „obschon das Optimum der Sauerstoffspannung, bei übrigens günstigen Ernährungsbedingungen, etwas geringer sein dürfte, wie die atmospherische". M. Laurent est du même avis; ses expériences attestent [2]): „que dans l'azote pur le *Rhizobium* peut continuer à croître pendant quelque temps. Le microbe est donc un organisme aérobie, qui, dans les milieux privés de combinaisons azotées, exige le concours de l'azote plus celui de l'oxygène."

En présence des résultats concordants obtenus par ces deux savants, je crois permis de ranger le *Rhizobium* dans la groupe des aérobies facultatifs.

L'assimilation de l'azote libre de l'air par les Légumineuses à nodosités a été suffisamment démontrée par les expériences de divers savants. M. Beyerinck a tâché ensuite de prouver expérimentalement que c'est bien le *Bacillus radicicola* seul qui jouit de cette faculté [3]); toutefois les gains d'azote obtenus avec des cultures pures ont été toujours si minimes, que M. Beyerinck n'a pas pu se convaincre si c'était l'azote libre, et non les substances azotées de l'air, qui étaient en cause.

La faculté que possède ce bacille, ou le *Rhizobium*, d'assimiler l'azote libre de l'air serait donc nulle, ou du moins assez faible,

---

1) Bot. Zeitung, 1888, p. 743.

2) l. c., p. 137.

3) Versl. en Meded. der Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam; Afd. Natuurk.; 1891, 3e Reeks, Dl VIII, p. 460—475.

dans les conditions où les cultures ont été faites: elles étaient laissées largement en contact avec l'atmosphère. Mais nous avons vu que l'organisme en question n'aime pas une trop grande tension d'oxygène; ces expériences ne prouvent donc pas que la faculté d'assimiler l'azote fait défaut à ces organismes; il reste plutôt à étudier s'il ne se manifestera pas un gain d'azote fixé plus important, quand on le cultive dans les mêmes conditions, mais en limitant l'arrivée d'oxygène.

Le *Clostridium Pasteurianum* ne se développe pas du tout à l'air ordinaire en cultures pures, quoique ce microbe ait la faculté d'assimiler l'azote de l'air et que toutes les autres substances nécessaires fussent mises à sa disposition; mais en le cultivant dans une atmosphère d'azote pur, le gain d'azote combiné est notable. Des cultures de *Rhizobium*, avec un accès modéré d'oxygène, prouveront probablement que lui aussi est capable de fixer l'azote libre dans des cultures aussi bien que dans les nodosités des Légumineuses.

On prouverait ainsi que le *Rhizobium* est un champignon aérobie facultatif qui possède, quand les conditions externes sont favorables, la faculté d'assimiler l'azote libre de l'air; et de plus, qu'il pénètre dans les jeunes racines des Légumineuses, d'une part pour se nourrir des hydrates de carbone accumulées dans les racines [1]), et d'autre part pour éviter l'excès d'oxygène, en admettant, comme il est vraisemblable, que l'assimilation d'azote libre s'opère mieux quand l'organisme ne reçoit qu'une quantité modérée d'oxygène.

Les nodosités de l'*Alnus*, des Eléagnées et des Myricacées montrent sous beaucoup de rapports une ressemblance biologique frappante avec celles des Légumineuses, bien que l'organisme infectant, *Frankia subtilis*, soit tout différent. Voici ce que M. Brunchorst [2]) nous apprend sur la vie de ce champignon:

Le mode d'infection des racines est inconnu: on ne sait donc pas si elle s'effectue directement par des spores (comme chez

---

1) J'ai déjà démontré au début de ce chapitre que ceci ne peut pas être le seul but de l'invasion.

2) Untersuch. aus dem bot. Inst. zu Tübingen; 1886, Bd II, p. 174.

les Légumineuses) ou bien par des hyphes qui vivent d'abord librement dans la terre (comme chez notre endophyte). Il est en tout cas bien certain que la communication du champignon avec le sol n'a que peu d'importance pour la nutrition du *Frankia*. Il semble qu'on n'a vu de filaments que dans les tissus internes. Ils n'entrent pas dans les petites cellules à tannin, qui seules renferment aussi de l'amidon, mais ils forment des tortils denses dans les grandes cellules. Ces hyphes, très minces, sont en communication directe avec celles des cellules voisines. A un certain âge elles produisent, par le gonflement de leur pointe, de petites vésicules dont le diamètre varie, suivant les plantes, entre 2 et 5 μ. Les vésicules renferment plusieurs petits corps arrondis, qui sont formés par la segmentation du contenu [1]); ils prennent une teinte foncée par l'hématoxyline. Plus tard la membrane des vésicules se rompt et les petits corps se répandent dans la cellule. Enfin ils disparaissent; à la place des tortils il ne reste alors qu'une masse désorganisée, incolore ou jaunâtre.

Les cellules qui renferment les vésicules intactes sont riches en matières albuminoïdes (elles se colorant en rouge par le liquide de Millon) mais plus tard, quand les petits corps ont disparu, le contenu de la cellule (les masses jaunâtres) ne se colorent plus du tout par ce réactif.

La fonction que les petits corps ont à remplir, est totalement inconnue. M. Brunchorst suppose qu'ils représentent des spores, en ajoutant cependant qu'ils n'ont peut-être aucune fonction à remplir, tout au moins dans les circonstances ordinaires [2]).

Quant à la physiologie des nodosités des plantes en question, M.M. Nobbe et Hiltner disent [3]) qu'ils ont pu démontrer, par des expériences analogues à celles qui ont été faites sur les Légumineuses, que l'*Elaeagnus* et l'*Alnus* assimilent aussi l'azote libre de l'air, quand leurs racines sont munies de nodosités.

Ces excroissances naissent donc sous l'influence d'un cham-

---

1) H. Moeller; Ber. d. d. botan. Gesellsch., 1890, Bd VIII, p. 215.
2) l. c., p. 172.
3) Landwirthsch. Versuchsstat.: 1895, Bd XLV, p. 154.

pignon qui se niche dans certaines cellules des couches corticales internes où il forme des pelotes de filaments. Ceux-ci produisent, dans des vésicules, de petits corps riches en matières albuminoïdes, et qui finissent par disparaître. La faculté d'assimiler l'azote libre, reconnue pour ces plantes lorsqu'elles sont munies de nodosités, est donc indubitablement propre au champignon.

M. Brunchorst a fait quelques essais de culture du *Frankia;* elles n'ont donné aucun résultat, de sorte que nous ignorons encore si le *Frankia* est avide d'oxygène, ou s'il le préfère sous une tension modérée. Cependant, par analogie avec le *Rhizobium* qui vit sous des conditions biologiques tout à fait semblables (c'est-à-dire dans les couches les plus internes du tissu cortical des racines), et qui assimile aussi l'azote libre de l'air, il me paraît probable que le *Frankia* s'introduit également dans les tissus vivants pour fuir l'oxygène, et qu'il doit être regardé, lui aussi, comme un champignon aérobie facultatif.

Comparons maintenant ce que nous avons observé chez notre champignon endophyte, avec ce qui est connu pour le *Clostridium*, le *Rhizobium* et le *Frankia* [1]).

Le *Rhizobium*, le *Frankia* et notre endophyte se développent tous trois dans les couches les plus internes des jeunes racines; ils vivent aux dépens de l'amidon de la plante hospitalière, et n'ont guère, ou peut-être même pas du tout, de communication avec le sol.

Les deux premiers organismes produisent, à l'intérieur des cellules de leur hôte, des corpuscules (bactéroïdes, „spores"), qui contiennent beaucoup de matières albuminoïdes; ils disparaissent ensuite pour servir d'aliment à la plante habitée. L'endophyte produit aussi des corpuscules, les „granules", qui eux aussi naissent exclusivement à l'intérieur des cellules. Ceci est d'autant plus remarquable, que les filaments de l'endophyte habitent souvent les méats intercellulaires. Les granules contiennent aussi des matières albuminoïdes (du moins l'aspect

---

1) Si j'ai parlé plus haut des organismes des grains de kéfyr, c'est uniquement pour montrer, sur un exemple étudié dans tous ses détails, que les remarques relatives à l'anaérobiose peuvent s'appliquer ailleurs qu'aux microbes de M. Winogradsky.

des jeunes sporangioles tend à le faire supposer) et tout comme les bactéroïdes, ils se répandent dans la cellule occupée sans avoir jamais aucune utilité directe pour l'endophyte. Il est donc bien probable qu'ils concourent à l'alimentation de la plante habitée, de la même manière que les corpuscules des deux autres champignons sont digérés par les Légumineuses, par les Eléagnés, etc. [1]).

Les seules différences que je pourrais citer entre les trois champignons sont relatives

1° au mode d'infection des racines: le *Rhizobium* infecte les radicelles par des spores, l'endophyte le fait par des filaments; quant au *Frankia* on ne sait pas comment il procède;

2° à l'origine des corpuscules à substances albuminoïdes: ils se forment chez le *Rhizobium* par bourgeonnement sur les filaments intercellulaires, chez le *Frankia* et chez l'endophyte ils sont produits dans des organes spéciaux: vésicules et sporangioles;

3° au fait que le *Rhizobium* et le *Frankia* provoquent toujours la formation de nodosités (souvent de dimensions considérables) tandis que l'endophyte ne cause que fort rarement des changements de forme, — alors peu importants.

On voit que les trois champignons en question ne diffèrent qu'au point de vue morphologique; mais il n'y a aucune raison de supposer que le rôle qu'ils jouent dans les composés symbiotiques dont ils font partie ne soient pas analogues en principe.

Le *Rhizobium* et le *Frankia* forment des matières protéiques en utilisant l'azote libre de l'air; il me paraît probable que les albuminoïdes contenus dans les granules de l'endophyte ont une origine analogue, surtout si l'on songe combien il est improbable que le champignon puisse les obtenir d'ailleurs.

Une des conditions de la vie des organismes fixateurs d'azote est, comme l'exposé précédent le montre, l'accès modéré d'oxygène. M. Winogradsky l'a démontré d'une manière incontestable

---

1) Dans les cinq premières des sept plantes qui sont citées à la p. 158 les sporangioles semblent ne pas se résoudre en granules; elles restent entières, comme aussi d'ailleurs les grands corps jaunes des Orchidées. Ceci n'empêche cependant pas que leur contenu albuminoïde serve de nourriture à la plante habitée.

pour le *Clostridium Pasteurianum*, et M. Beyerinck et M. Laurent affirment que le *Rhizobium* n'aime pas non plus le libre accès de l'oxygène. Que cette condition soit remplie d'une manière tout à fait suffisante dans les Légumineuses, ainsi que dans l'*Elaeagnus* et l'*Alnus*, c'est ce dont il n'est pas permis de douter, puisque ces diverses plantes assimilent l'azote libre de l'air, chaque fois que leurs racines sont munies de nodosités. Il est donc fort probable que les racines habitées par l'endophyte offrent également des conditions favorables pour un organisme assimilateur d'azote libre.

Certaines particularités propres à l'endophyte — et qu'on ne retrouve pas chez les deux autres champignons, ou à un beaucoup moindre degré, — doivent bien certainement contribuer à empêcher l'apport exagéré d'oxygène libre. Quoique rien ne prouve que ces particularités ont été acquises dans ce but, elles n'en sont pas moins fort efficaces. C'est ainsi que les filaments se développent souvent dans les méats intercellulaires, et qu'ils s'y entassent parfois en telle quantité, qu'ils les obstruent presque entièrement; nul doute que cette accumulation entrave la circulation de l'air dans les tissus internes. D'autre part les hyphes forment fréquemment dans les cellules des tortils, souvent très serrés, qui peuvent remplir la cellule toute entière. Il va sans dire qu'un pareil entassement d'organes vivants dans un espace aussi petit, doit rendre fort rare l'oxygène disponible.

Ces dispositions paraissent même être tellement efficaces, qu'elles permettent aux endophytes de certaines plantes (le *Rhododendron*, le *Vaccinium* et les autres plantes citées antérieurement, p. 85, qui sont dépourvues entièrement ou à peu près de couches corticales internes) d'habiter exclusivement l'assise épidermique. Ordinairement les cellules de cette assise ne renferment qu'un bout de filament épais, qui y décrit tout au plus un seul nœud; chez ces plantes-ci elles contiennent des pelotes denses d'hyphes fines, qui remplissent entièrement la cavité de la cellule.

Enfin n'oublions pas que les filaments de ce champignon endophyte évitent constamment les cellules qui renferment

des grains de chlorophylle, malgré leur richesse en substances nutritive. Ce fait ne prouve-t-il pas que l'organisme redoute le contact de l'oxygène libre?

A mon avis, ces diverses considérations rendent fort vraisemblable que le champignon endophyte se comporte comme le *Clostridium* de M. Winogradsky, avec cette différence qu'au lieu d'être strictement anaérobie, il exige une faible tension d'oxygène.

Voici comment je résumerai ma manière de voir:

L'endophyte étudié est un champignon aérobie facultatif, de même que le Rhizobium et le Frankia. Il habite la grande majorité des plantes les plus diverses, et se loge dans les couches internes de la racine où il vit aux dépens des hydrates de carbone de son hôte. En pénétrant dans les tissus vivants, il cherche surtout à éviter l'oxygène. Dans ces conditions il a la faculté de fixer l'azote atmosphérique. La plante hospitalière s'empare de la plus grande partie des matières azotées que prépare le champignon et se fait payer ainsi la nourriture hydrocarbonée et la protection qu'elle lui accorde.

Cette conclusion ne s'appuie jusqu'à présent que sur des considérations théoriques. Il faut maintenant lui donner une base expérimentale; c'est ce que je me propose de faire.

J'ai déjà institué plusieurs séries d'expériences. Je ne parlerai ici que de celles que j'ai faites sur les *Coffea arabica* et *C. liberica*. J'avais choisi le *Coffea* parce que c'est la seule plante pour laquelle on possède un moyen expéditif et sûr (le traitement par la potasse, voir p. 117) pour s'assurer si l'un on l'autre point du système radiculaire a été infesté par l'endophyte.

Les plantes étaient cultivées en pots, dans de la terre riche en humus. Un certain nombre de ces pots avaient été stérilisés par la chaleur. Les *Coffea* provenaient de graines soigneusement nettoyées et étaient placés dans une petite serre basse. Ils ne recevaient que de l'eau bouillie.

De cette manière je réussis complètement à tenir à l'abri de l'endophyte, pendant toute la durée de l'expérience, les 26 plantes qui étaient cultivées dans le sol stérilisé. Le champignon avait envahi abondamment les racines des plantes qui vivaient dans les 8 pots non stérilisés.

J'ai dû mettre un terme à ces expéricnces lorsque les plantes étaient devenues trop hautes pour la petite serre; elles avaient alors l'âge d'un an et demi environ.

Les plantes s'étaient extrêmement bien développées. J'avais eu soin de semer cinq graines dans chaque pot, et en retirant de chaque pot les quatre plantes les plus faibles, j'obtins des individus qui se développaient assez également.

A la fin de l'expérience les plantes cultivées en sol stérilisé ne montraient aucune infériorité vis-à-vis de celles qui avaient vécu dans les pots non stérilisés: la présence ou l'absence de l'endophyte dans leur système radiculaire n'avait exercé aucune action sur leur croissance.

La durée des expériences avait donc été insuffisante pour décider de l'influence de l'endophyte sur le développement de la plante. Peut-être même que les avantages de l'infection ne se manifestent d'une manière nette qu'aux moments où la plante a besoin d'une grande quantité de matières azotées, c'est-à-dire pendant la maturation des fruits. S'il en est ainsi, il ne faut pas s'étonner que les résultats aient été nuls, puisque le *Coffea arabica* n'aurait pas fleuri avant la fin de la troisième année, et que le *C. liberica* fleurit seulement un an plus tard que le *C. arabica*.

D'ailleurs, dans les expériences que M. Frank a instituées avec des plantules de *Pinus*, cultivées avec et sans „mycorhize endotrophe" [1]) il ne s'est manifesté de différence notable entre les deux séries de plantes qu'après qu'elles avaient atteint l'âge d'un an et demi environ.

Je ne parlerai pas des autres expériences que j'ai faites pour étudier l'endophyte radical au point de vue physiologique. Je me propose de les poursuivre et j'espère obtenir d'elles des résultats qui me permettront de revenir sur cet intéressant champignon symbiotique.

Buitenzorg, décembre 1895.

---

1) Ber. d. d. botan. Gesellsch.; 1892, Bd X, p. 577.

QUELQUES MOTS SUR LE DÉVELOPPEMENT D'UNE PETITE TRUFFE.

PAR

J. M. JANSE.

Dans le cours de mes études sur le champignon endophyte dont j'ai parlé dans le travail précédent, j'ai examiné aussi les racines d'une espèce de *Celtis*. La plante qui m'a fourni les matériaux est un des arbres numérotés de la forêt vierge de Tjibodas; il porte le numéro 3232*a*.

J'ai déjà dit (p. 88) que les fines racines de cet arbre portent un grand nombre de mamelons: courtes radicelles de forme ovoïde qui se ramifient plusieurs fois de suite (Pl. XII, fig. 1—3).

Ces mamelons montrent très souvent de petites taches noires, situées à l'intérieur; on en voit plusieurs sur les mamelons de la figure 3. Leur étude m'apprit qu'elles sont les fruits d'une petite *Tubéroïdée*. Comme ce champignon est probablement encore inconnu je lui ai donné le nom de *Celtidia duplicispora*, parce que je l'ai trouvé exclusivement dans les racines de *Celtis*, et parce que ses spores sont cloisonnées.

Les filaments et les fruits de cette truffe sont toujours accompagnés, dans les mamelons qu'ils habitent, par les hyphes intracellulaires de l'endophyte radical. Lorsque j'ai vu ces fruits pour la première fois, je crus avoir trouvé les fruits de l'endophyte même et tout heureux je me mis à les étudier avec soin; je fis, entre autres, des coupes au microtome après inclusion dans la paraffine. J'espérais prouver que les fruits appartiennent en réalité à l'endophyte.

Les résultats m'ont cependant convaincu qu'il n'en est pas ainsi;

la truffe en question représente un champignon particulier, vivant probablement en parasite dans les mamelons du *Celtis*, qui sont toujours, dès leur jeunesse, infestées par l'endophyte. Comme les études faites jusqu'à présent sur le développement de ces champignons sont peu nombreuses [1]), je crois utile de résumer ici mes observations sur le développement de cette truffe.

Les filaments libres, du *Celtidia* d'une épaisseur de 5 μ environ, ont une teinte foncée; ils s'enchevêtrent abondamment autour des radicelles et des mamelons dans lesquels le champignon s'est introduit, (fig. 2*a*). Ils sont cloisonnés, et munis d'anastomoses en „boucle" („Schnallen"), tout à fait analogues à celles qu'on connaît pour d'autres *Tubéroïdées*, ainsi que pour plusieurs *Basidiomycètes* [2]). Les filaments rampent aussi à la surface des mamelons avant d'y pénétrer.

Pour envahir les radicelles, les hyphes s'insinuent probablement dans les cellules épidermiques; puis elles poursuivent leur chemin dans les méats intercellulaires (fig. 7, 8) jusqu'à ce qu'elles aient atteint les tissus profonds. Dans le voisinage de l'endoderme leur ramification devient plus fréquente et les branches vont bientôt remplir de tissu pseudoparenchymateux une cellule située le plus souvent à côté de l'endoderme. Ce tissu, qui représente le début de la formation d'un fruit, est d'une couleur brune; plus tard on voit apparaître, en son milieu, une partie claire qui est formée probablement par de nouvelles branches, cloisonnées et incolores, nées sur les hyphes foncées.

A mesure que le fruit tout entier s'accroît, la partie interne

---

1) De Bary (Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, p. 212) en dit seulement:

»Nach den wenigen Daten, welche wir Tulasne (Fungi hypogaei) verdanken, entstehen die Fruchtkörper von *Tuber*, im Inneren eines Myceliumgeflechtes. Schon in sehr früher Jugend sind an ihnen die verschiedenen Regionen und Gewebe von ein ander gesondert; bei hanfsamengrossen Exemplaren von *Tuber mesentericum* zeigt die Oberfläche schon den Bau und die schwarze Farbe erwachsener Exemplare. Viel mehr kennt man nicht.

Eine vollständige Entwickelungsgeschichte dieser unterirdischen Gewächse wird wohl auf sich warten lassen, bis es gelungen ist, sie zu cultiviren.

2) De Bary, p. 2, 19.

s'élargit de plus en plus en refoulant le périderme; finalement celui-ci est réduit à une on deux assises de cellules (fig. 6*b*, 7 et 8).

Le tissu incolore consiste d'abord en cellules de taille à peu près égale; plus tard quelques-unes deviennent plus grandes que les autres. Dans la figure 7, la différence est déjà visible, mais encore peu apparente; elle l'est davantage dans la figure 6*b*; enfin dans la figure 8 elle est considérable. Dans les coupes, ces grandes cellules présentent souvent une forme allongée.

Les fruits qui sont plus grands que ceux de la figure 8, renferment des asques; d'abord il n'y en a que très peu, mais leur nombre augmente à mesure que la fruit s'accroît. Elles se développent successivement, de sorte que dans un même fruit, elles se trouvent aux stades les plus divers du développement. On le voit dans les figures 5*a*—*g*, qui représentent des asques provenant d'un seul fruit.

Je n'ai pas pu observer nettement l'origine de ces asques, malgré toutes les peines que je me suis données.

J'ai recherché principalement s'il y a une communication, directe on indirecte, entre ces organes et les grandes cellules citées; en effet, je supposais que celles-ci représentent peut-être l'ascogone qu'on connaît pour les fruits d'autres *Périsporiacées* (*Eurotium*, *Penicillium* etc.). Mes coupes ne m'ont cependant rien appris sur ce point.

Les asques ont une paroi très mince; elles contiennent souvent huit spores mûres (fig. 5*g*), mais parfois une on deux d'entre elles restent en arrière. Dans la figure 5*f* par exemple, six des spores sont déjà colorées et à peu près mûres; l'inférieure, aussi grande pourtant que celles-ci, est restée incolore; quant à la supérieure elle est encore plus arriérée et n'a pas encore dépassé le stade auquel se trouvent les spores de la figure 5*e*. Les spores mûres sont cloisonnées, d'un diamètre de 35 sur 20 μ environ; elles ont une paroi brune foncée, munie d'un grand nombre de pointes fines (fig. 5*g*).

Les asques sont entourées d'un enchevêtrement dense de filaments incolores, extrêmement fins, dont le diamètre n'est

pas supérieur à 0.7 μ. Leur membrane, qui paraît être assez épaisse, renferme du protoplasme très granuleux; ils sont indiqués dans la figure 4, où ils séparent les asques les unes des autres et du périderme.

Aussi longtemps que les jeunes fruits ont un diamètre inférieur à 25 μ, ils ne contiennent qu'un tissu brun homogène. La différenciation interne commence ordinairement bientôt après, ainsi que le montrent les figures 6*b* et 7; ces fruits avaient un diamètre de 28 μ environ; celui de la figure 8 mesurait 46 μ de longueur sur 30 μ de largeur.

Un fruit de 100 μ renfermait déjà huit spores mûres, et dans un autre, de 120 μ, j'en ai observé plus de vingt. Celui qui est représenté dans la figure 4, mesurait 160 μ.

Le fruit le plus grand que j'ai rencontré dans mes coupes, avait un diamètre de 290 μ; il contenait un très grand nombre de spores.

Quand les fruits sont mûrs, le contenu se dessèche entièrement et disparaît, de sorte qu'il ne reste à la fin que le périderme intact, renfermant les spores libres. Le périderme semble ne pas s'ouvrir.

Les mamelons qui renferment des fruits mûrs, sont presque toujours morts. Il n'est cependant pas certain que leur mort ait été causée par le champignon, puisque ces organes ne subissent jamais d'épaississement secondaire, et que leur vie est par conséquent de courte durée.

D'après les caractères cités, le genre *Celtidia* devrait prendre place dans la famille des *Elaphomycetaceae* Tul. bien qu'il s'écarte notablement des autres représentants de cette famille. Les différences sont: sa vie probablement parasitaire, sa petitesse (ce qui amène une simplication de structure du fruit), et surtout ses spores cloisonnées. On ne retrouve d'ailleurs des spores semblables à celles-ci chez aucune autre *Tubéroïdée*.

Buitenzorg, Janvier 1896.

Pour l'explication des figures 1—8 de la Planche XII, qui ont rapport au *Celtidia duplicispora*, voir l'explication des Planches.

EXPLICATION DES PLANCHES [1]).

ep. — épiderme.
ex. — exoderme.
en. — endoderme.
t. c. — tissu cortical.
cf. — coiffe.
c. c. — cellules à cristaux.
c. t. — cellules à tannin.
f. m. — filament mycélien.
c. m. — cellules à pelotes mycéliennes.
v. — vésicule.
n. — noyau.
sp. — sporangiole.
m. g. — masse grumeleuse.
c. p. — cellule de passage (de l'exoderme).

Pl. V.

Coffea.

Fig. 1. Faisceau de filaments mycéliens trouvé dans l'humus près de jeunes plantes. (Pour dégager le dessin il a fallu supprimer un grand nombre des petits rameaux qui sont situés sur les filaments fins); *s* portion distale d'un jeune filament encore privé de petits rameaux.

Fig. 2. Portion d'une longue racine superficielle (prise auprès de la forêt de Tjibodas) après traitement par l'hydrate de potassium. Les tronçons pourvus de l'endophyte ont pris une teinte rouge foncée.

Fig. 3—7. Fragments de racines de jeunes plantes cultivées en pot, après un traitement semblable. La racine de la figure 6 est représentée, en coupe radiale, dans la figure 7. La tache inférieure s'étend tout autour du faisceau.

Pl. VI.

Coffea.

Fig. 1. Coupe radiale d'une jeune racine, montrant quels sont les tissus occupés par l'endophyte.

Fig. 2. Epiderme radical, vu du dehors, avec des filaments mycéliens externes; au point *a* le filament pénètre dans une cellule épidermique. La paroi de la branche interne est incolore, tandis que la paroi des filaments externes est jaune foncée.

Fig. 3. Portion de coupe transversale de racine. Le filament qui passe par les cellules épidermiques, montre dans ses deux parties les mêmes différences de couleur que dans la figure 2.

Fig. 4. Filament pénétrant du dehors dans une cellule épidermique.

Fig. 5. Cellule épidermique avec un filament muni d'une vésicule.

Fig. 6—8. Epiderme vu du dehors. Les filaments, situés dans l'épiderme, forment chacun une vésicule occupant plusieurs cellules épidermiques.

Fig. 9. Cellule du parenchyme cortical, qui vient d'être infectée par un jeune filament mycélien.

1) Toutes les figures de plantes et de racines entières, de même que les figures 1—5 de la planche H, ont été dessinées par Mas Kromohardjo, dessinateur javanais attaché à l'Institut Botanique de Buitenzorg.

Fig. 10. Cellule analogue avec des filaments plus développés; *a* grain d'amidon, *sp* sphères jaunes, à paroi plus ou moins épaissie. (Le traitement par l'hydrate de potassium dissout ces sphères et développe une coloration rouge foncée; d'où la teinte qui est figurée Pl. V, fig. 2 à 7).

Fig. 11. Extrémité d'un filament qui s'apprête à perforer la membrane d'une cellule du parenchyme cortical.

Fig. 12. Sommet d'un filament occupé à perforer la membrane épaissie d'une cellule de passage de l'exoderme; coupe tangentielle, vue oblique.

Fig. 13—15. Tissu pseudoparenchymateux d'un second champignon qui se développe ici dans l'épiderme. Les filaments ont tous une teinte brunâtre.

Fig. 13 et 14: coupes tranversales; dans la figure 14 on voit entrer deux hyphes dans un des poils absorbants; un autre poil en est tout à fait rempli.

Fig. 15: épiderme vu du dehors.

Pl. VII.

Fig. 1. Racine de *Podocarpus cupressinus* avec les petits mamelons sphériques.

Fig. 2. Racine de *Dammara.*

Fig. 3. » d'*Araucaria.*

Fig. 4. » de *Juniperus.*

Fig. 5—8. *Podocarpus cupressinus.*

Fig. 5. Portion *a* de la racine de la figure 1, avec trois mamelons et (en *b*) l'endroit où la racine a repris sa croissance, après un temps d'arrêt.

Les parties blanches sur les mamelons sont les endroits où les couches externes, foncées, de la coiffe se sont fendues lors de l'accroissement du mamelon, de sorte que les couches profondes, plus claires, deviennent visibles.

Fig. 6. Portion d'une coupe transversale d'une racine avec un jeune mamelon, en coupe radiale.

Fig. 7. Cellule parenchymateuse d'un mamelon, voisine de l'endoderme, renfermant une vésicule adulte à paroi épaissie.

Fig. 8. Deux cellules de la même couche que celle de la figure précédente, avec une jeune vésicule et quelques filaments de l'endophyte à côté du noyau.

Les épaississements rubanés de la membrane des cellules parenchymateuses ont été omis dans les figures relatives au *Podocarpus.*

Fig. 9. Quelques cellules parenchymateuses de l'intérieur d'un mamelon d'*Araucaria.* Deux de ces cellules contiennent un tortil de filaments; la troisième renferme en outre plusieurs sporangioles.

Fig. 10. *Acer;* portion de racine, munie d'uu grand nombre de mamelons à croissance intermittente.

Fig. 11. Une cellule d'une racine de *Coffea*, renfermant une vésicule.

Fig. 12—14. *Pandanus.* (Pour rendre les dessins plus clairs, les filaments intercellulaires ont été omis dans ces figures).

Fig. 12. Coupe transversale d'une racine.

Fig. 13. Coupe longitudinale (à peu près médiane) d'une racine, avec les filaments mycéliens dessinés strictement d'après nature.

Fig. 14*a* et *b.* Deux cellules parenchymateuses d'une racine, renfermant des vésicules. Celle de la figure 14*b* a une forme anormale.

Pl. VIII.

Podocarpus cupressinus.

Fig. 1—10. Développement des mamelons proliférants (mamelons à croissance intermittente).

Fig. 11. Coupe transversale d'une racine, portant deux mamelons opposés, en coupe médiane.

Fig. 12 et 13. Coupe médiane de deux racines proliférantes. Dans la fig. 12, la racine vient de se remettre à croître; dans la fig. 13, la croissance de la racine a été interrompue deux fois de suite. (voir aussi la figure 5 de la planche VII).

Fig. 14 et 15. Coupe médiane et coupe transversale d'un mamelon, montrant quels sont les tissus occupés par le champignon.

Fig. 16. Sommet du faisceau libéro-ligneux d'une racine qui a momentanément cessé de croître.

Fig. 17. Sommet d'une racine qui vient de reprendre sa croissance.

Pl. IX.

Fig. 1—5. *Begonia.*

Fig. 1—3. Racines avec les radicelles renflées en massue qui seules contiennent l'endophyte.

Fig. 4. Coupe longitudinale d'une radicelle renflée en massue, montrant le tissu occupé par le champignon, teinté en gris.

Fig. 5. Quelques-unes des dernières ramifications d'un filament intracellulaire; à côté d'elles se trouvent des granules isolés, provenant des sporangioles qui étaient primitivement portés par les sommets de ces branches.

Fig. 6—10. *Cotylanthera tenuis* (plante saprophyte, dépourvue de chlorophylle).

Fig. 6. Une plante intacte. Les racines montrent les renflements qui sont seuls occupés par le champignon endophyte.

Fig. 7 et 8. Deux portions de racine, auxquelles sont attachés des flocons mycéliens.

Fig. 9. Coupe radiale d'une telle racine, à la limite du renflement. Les cellules des couches externes du parenchyme sont en train de se diviser.

Fig. 10. Une cellule du parenchyme cortical d'une racine avec le filament de l'endophyte pelotonné sur lui-même, montrant des renflements irréguliers.

Fig. 11—13. *Ophioderma pendulum.*

Fig. 11. Coupe transversale d'une racine, montrant les endroits où le champignon endophyte s'est développé.

Fig. 12. Portion de coupe radiale d'une racine. Le filament, après avoir traversé les cellules de l'épiderme et de l'exoderme, chemine dans les méats intercellulaires du parenchyme. De là il pousse dans les cellules de la troisième à la sixième couche (du parenchyme) des branches courtes, sur lesquelles naissent les grands sporangioles. A côté des sporangioles et du noyau, on voit les restes des sacs qui ont contenu des grains d'amidon.

Fig. 13. Portion d'une coupe transversale de racine, montrant qu'il existe des sporangioles dans les cellules parenchymateuses les plus voisines du collenchyme interne, mais qu'il n'y en a plus dans ce dernier tissu.

Fig. 14—16. *Selaginella.*

Fig. 14. Coupe radiale d'une racine. Le filament perfore les cellules des trois couches fibreuses. Enfin, arrivé aux couches parenchymateuses profondes, il donne de longues branches longitudinales dans les méats et, sur celles-ci, les rameaux intracellulaires qui portent les sporangioles.

Fig. 15. Coupe longitudinale montrant un grand nombre de filaments intercellulaires dans les couches profondes. Ces branches sont renflées au sommet et forment ainsi des vésicules.

Fig. 16a—c. *a* une portion de filament avec des sporangioles nouvellement formés; *b* portion analogue, munie de sporangioles un peu plus agés; *c* sporangiole adulte.

Fig. 17. *Thismia clandestina* (plante saprophyte, dépourvue de chlorophylle). Une plante intacte; en quatre endroits, des bourgeons se développent sur les racines; (voir aussi planche XIV, fig. 6).

Pl. X.

Fig. 1—10. *Casuarina.*

Fig. 1. Une partie de racine de *C. quadrivalvis.* Toutes les radicelles étaient appliquées sur une feuille morte, enfouie sous l'humus.

Fig. 2. Portion de la même racine à plus fort grossissement. Elle porte des mamelons allongés, qui ont suspendu leur croissance plusieurs fois de suite.

Fig. 3. Racine de *C. muricata*, avec une nodosité.

Fig. 4 et 5. Jeunes nodosités de la même espèce, montrant qu'elles sont placées latéralement sur les radicelles.

Fig. 6. Coupe longitudinale d'un nodosité. En *a* les endroits où les cellules sont remplies de »bactéroïdes".

Fig. 7. Portion d'une coupe, passant par le tissu contenant les cellules à »bactéroïdes".

Fig. 8. Coupe longitudinale d'une radicelle non modifiée de *C. quadrivalvis*, avec les filaments d'un autre champignon (parasite?) Celui-ci forme en outre un tissu pseudoparenchymateux dans trois des cellules.

Fig. 9. Un filament libre de cet autre champignon qui a pénétré dans une cellule de l'épiderme et y a formé un tissu pseudoparenchymateux.

Fig. 10. Coupe longitudinale de la portion superficielle d'un mamelon de *C. quadrivalvis*; sous la coiffe, on voit l'épiderme, dont la paroi profonde est épaissie.

Fig. 11—13. *Acronychia.*

Fig. 11. Coupe radiale d'une racine. La teinte bleuâtre indique les cellules à tannin.

Fig. 12. Coupe transversale de la même racine.

(Dans les figures 11 et 12 les hyphes intercellulaires ont été omises).

Fig. 13. Deux cellules du parenchyme cortical. Dans le méat qui les sépare s'est glissé un filament de l'endophyte, qui a envoyé dans les cellules des branches ramifiées, portant des sporangioles.

Fig. 14—16. *Pithecolobium.*

Fig. 14. Coupe transversale d'une racine; les cellules à tannin sont coloriées. (Voir aussi la figure 13 de la planche XII).

Fig. 15. Partie d'une coupe longitudinale de racine. Un filament logé dans un méat intercellulaire se termine en une vésicule qui a distendu le méat.

Fig. 16. Portion d'une coupe analogue avec un filament intercellulaire et deux branches pénétrant dans les cellules, où elles portent des grappillons de sporangioles. Dans la cellule supérieure les sporangioles se sont résolus en une masse grumeleuse, à côté de laquelle se trouve le noyau.

Pl. XI.

Fig. 1—3. *Pygaeum.*

Fig. 1. Partie d'une coupe transversale de racine.

Les cellules infestées se trouvent entre les deux anneaux de collenchyme, *cl* et *cl.*

Fig. 2. Méat intercellulaire longitudinal avec des filaments ramifiés.

Fig. 3. Plusieurs filaments contigus et concrescents, dans un méat intercellulaire, en coupe transversale.

Fig. 4—6. *Liquidambar Altingiana.*

Fig. 4. Radicelles portant des mamelons allongés à croissance intermittente.

Fig. 5. Une radicelle avec le mamelon qu'elle porte, en coupe médiane. La teinte grise (en *t. i.*) indique les régions qu'occupe l'endophyte.

Fig. 6. Portion de la figure 5 à un plus fort grossissement.

Fig. 7—12. *Rauwolfia.*

(Pour dégager les dessins les filaments intercellulaires ont été omis).

Fig. 7. Coupe radiale d'une racine, infestée par un autre champignon (parasite?). Celui-ci forme un tissu pseudoparenchymateux sur la surface de la racine et dans une des cellules épidermiques. De là les filaments se répandent dans les tissus internes, mais ils commencent tous par traverser l'une des cellules de passage de l'exoderme.

Fig. 8. L'une des cellules de passage de l'exoderme; on la voit traversée par plusieurs filaments de l'autre

champignon. La cellule renferme en outre des filaments entortillés qui ont été coupés en travers.

Fig. 9. Coupe radiale, où l'on voit le champignon endophyte ordinaire pénétrer dans la racine. Il traverse l'exoderme par une cellule de passage (tout comme le second champignon de la figure 7), et pénètre ensuite dans le tissu profond.

Fig. 10. Coupe tangentielle d'une racine au niveau de l'exoderme, montrant le mode de répartition des cellules de passage.

Fig. 11. Trois filaments intercellulaires. Une branche est entrée dans une cellule parenchymateuse; elle porte des sporangioles qui se ont déjà résolus en une masse grumeleuse. Au milieu de celle-ci, le noyau.

Fig. 12. Un filament intercellulaire terminé en vésicule.

Fig. 13. *Dysoxylum.* Coupe transversale d'une racine au point d'entrée d'un filament de l'endophyte; *c. s.* canal sécréteur.

Pl. XII.

Fig. 1—8. *Celtis.*

Fig. 1. Radicelles portant des mamelons.

Fig. 2*a* et *b*. L'une des radicelles de la figure précédente, à un plus fort grossissement. En *a* on voit que la radicelle a crû d'une manière intermittente. Elle porte un mamelon ramifié qui est entouré par un grand nombre d'hyphes brunes entrelaçées, appartenant au *Celtidia duplicispora* [1]). *b* représente ce mamelon vu d'en haut.

Fig. 3. Radicelle portant un grand nombre de mamelons ramifiés. Les points noirs sont les fruits du *Celtidia* logés à l'intérieur des mamelons.

Fig. 4. Coupe longitudinale de mamelon, passant par un fruit mûr de *Celtidia*. Dans le parenchyme du mamelon sont esquissés les filaments de l'endophyte ordinaire.

Fig. 5*a-g*. Asques du *Celtidia* aux divers stades du développement, provenant toutes d'un même fruit. Dans la figure *f* le développement de deux des spores est resté en arrière.

Fig. 6, *a* et *b*. Deux coupes à travers un fruit très jeune de *Celtidia;* en *a* le sommet du fruit; les filaments *x* rampent sur l'épiderme d'un mamelon tandis que le jeune fruit se trouve au-dedans d'un autre. La coupe *b* passe par le centre du fruit.

Fig. 7 et **8.** Deux autres coupes à travers de jeunes fruits de *Celtidia;* le cercle pointillé dans la figure 8 est le contour du faisceau libéro-ligneux du mamelon; *f. i.* filaments intercellulaires.

Fig. 9, *a* et *b*. *Calamus.* Deux coupes longitudinales d'une même radicelle. Dans la figure *a* les cellules de l'exoderme aussi bien que les fibres corticales sont toutes indivises; dans la figure *b* une cellule exodermique et les deux fibres sous-jacentes se sont cloisonnées. C'est seulement par quelques-unes de ces cellules-filles que passe l'endophyte quand il se dirige vers l'intérieur de la radicelle. Les hyphes intercellulaires ont été omises dans ce dessin.

Fig. 10. *Solanum.* Portion de coupe radiale d'une racine, montrant les épaississements cylindriques de la paroi externe des cellules épidermiques. Ces portions épaissies pénètrent jusque dans la cellule exodermique voisine.

Fig. 11—12. *Myrsine affinis.*

Fig. 11. Coupe transversale d'une racine. La plupart des cellules exodermiques ont la paroi externe très épaissie, mais chez deux d'entre elles (cellules de passage) cette paroi reste mince. En revanche, la paroi profonde des cellules épidermiques contigües a subi un fort gonflement, de façon à recouvrir les cellules de passage d'une

---

1) Pour ce champignon, voir le second travail, p. 203.

sorte de calotte. Les cellules à tannin sont teintées.

Fig. 12. Coupe radiale d'une racine. Un filament vient buter contre une calotte et y enfonce deux fines branches qui traversent la cellule de passage sous-jacente et pénètrent ensuite dans le tissu parenchymateux.

Fig. 13. *Pithecolobium;* (voir aussi la planche X, fig. 14—16). Coupe radiale d'une racine. Les filaments intercellulaires de l'endophyte ont poussé dans les cellules des branches courtes, qui portent des grappillons de sporangioles. Ceux-ci ne sont pas encore mûrs. Les cellules teintées en bleu contiennent du tannin.

Pl. XIII.

Fig. 1—6. *Lecanorchis javanica.*

Fig. 1. La partie basilaire de la tige, avec le rhizome et trois racines. Sur l'une d'elles, en *m*, un étroit ruban foncé, constitué par le tissu pseudo-parenchymateux de l'endophyte.

Fig. 2. Coupe transversale d'une racine. En *m* le tissu pseudoparenchymateux, peu développé en cet endroit. En *a* les grandes cellules de la troisième couche parenchymateuse à l'état normal, en *b* les mêmes cellules infestées par le champignon.

Fig. 3. Coupe radiale d'une racine. Le tissu pseudoparenchymateux *m*, est beaucoup plus développé que dans la figure précédente; les filaments superficiels ont pris une teinte brune. En *a* les grandes cellules de parenchyme, occupées par l'endophyte. Leurs noyaux sont en voie de division directe.

Fig. 4a-i. Noyaux des grandes cellules parenchymateuses.

4*a*: Noyau d'une cellule non infestée.

4*b*—4*i*: Noyaux, en voie de division directe, de huit cellules différentes, occupées par l'endophyte.

Fig. 5*a*—*f*. Filaments du champignon tels qu'on les trouve dans les grandes cellules. Les coupes qui sont représentées dans les figures 5*a-e*, avaient été traitées par l'eau de Javelle très concentrée, ce qui a déterminé le gonflement de la paroi des filaments. A leur extrémité, les filaments présentent une dilatation à contenu granuleux dont la membrane limitante, extrêmement mince, n'a pas été gonflée par le réactif.

Le filament de la figure 5*f* a été traité moins longuement par l'eau de Javelle, et sa membrane ne s'est pas gonflée. Le renflement terminal du filament contient une masse hyaline, au sein de laquelle sont suspendus des corps très réfringents, qu'on voit aussi dans les grandes cellules de la figure 3. A côté, le noyau avec quatre nucléoles.

Fig. 6. Epiderme et une des cellules de passage de l'exoderme avec les filaments qui le traversent. Dans la cellule de passage on voit des épaississements, strictement localisés, sur la paroi externe, et un seul sur la paroi latérale. Les filaments externes ont été omis.

Fig. 7—8. *Psilotum triquetrum.*

Fig. 7. Partie de coupe médiane d'un rhizome.

Fig. 8*a-d*. Quatre vésicules(?); *a* stade jeune; *b*, *c* et *d*: vésicules adultes. Celles-ci renferment des corps très réfringents qui ressemblent beaucoup à ceux du *Lecanorchis* (fig. 3, 5*f*).

Pl. XIV.

Fig. 1—5. *Disporum.*

Fig. 1. Portion d'une coupe transversale de racine. Les cellules exodermiques sont fortement comprimées; *am* grains d'amidon.

Fig. 2. Portion de coupe longitudiuale.

Fig. 3. Une cellule de la seconde couche de parenchyme, prise sur une coupe transversale, avec des grappillons de sporangioles et des appendices en forme de doigt de gant.

Fig. 4. Portion d'un filament épais, muni

d'appendices recourbés, en forme de doigt de gant, situé dans une des grandes cellules parenchymateuses; le filament se dirige vers le centre de la racine (voir aussi les figures 1 et 2).

Fig. 5*a-m*. Les corps qui se développent exclusivement dans les cellules de la première couche de parenchyme (voir les figures 1 et 2) à divers stades du développement:

a-c: stades jeunes, encore incolores.

d: Un corps analogue, arrivé à la dimension qu'on trouve le plus fréquemment.

f-h: Les corps ont encore sensiblement la même taille que ceux des fig. *d* et *e*; à leur intérieur se montre une petite quantité de matière granuleuse, d'une teinte jaune ou brune.

i: un des corps de la plus grande taille (0.10 millimètre); il est de couleur noire, mais enveloppé d'une mince couche incolore.

k-m: le contenu des corps disparaît peu-à-peu et la membrane enveloppante s'affaisse; ceci arrive, tantôt quand les corps sont encore petits (*l*, *m*) tantôt quand ils ont atteints une grande taille (*k*); *l* est incolore, *k* et *m* ont une teinte jaune-brun.

Fig. 6. *Thismia clandestina*. Coupe radiale d'une racine.

Fig. 7—8. *Vaccinium*.

Fig. 7. Coupe radiale de racine.

Fig. 8, *a* et *b*. Partie du contenu de deux cellules épidermiques infestées, consistant en un tortil de filaments qui portent un grand nombre de sporangioles. Ces derniers cachent complètement les filaments.

Fig. 9. *Lycopodium cernuum*. Coupe longitudinale d'un tubercule radical. Le filament infectant passe entre deux cellules épidermiques.

Pl. XV.

Fig. 1*a-d*. *Zoöpsis*. Sommets de rhizoïdes: *a* rhizoïde non occupé; *b-d* rhizoïdes infestés.

Fig. 2. *Dendrobium*. Huit cellules du parenchyme d'une racine aérienne habitées par l'endophyte. Dans quatre d'entre elles les corps centraux sont entourés d'un tortil de filaments.

Fig. 3. *Phajus*. Coupe radiale d'une racine terrestre; *vel* couche interne du voile.

Fig. 4. *Vitis pubiflora*. Epiderme de racine, en coupe radiale.

Fig. 5—23. Sporangioles de diverses plantes, au même grossissement (780 fois).

Fig. 5. *Vernonia*; à côté du sporangiole, un noyau.

Fig. 6*a-e*. *Dysoxylum*; *a* jeune stade; *b* et *c* stades adultes; *d* noyau d'une cellule normale; *e* noyau d'une cellule infestée.

Fig. 7. *Thismia*. La membrane mince du sporangiole présente une fissure par laquelle une sphérule vient de sortir; à côté, un noyau.

Fig. 8. *Pygaeum*.

Fig. 9. *Ophioderma*.

Fig. 10. *Pothos*.

Fig. 11. *Schismatoglottis*.

Fig. 12*a* et *b*. *Acer*. *a* jeune stade; *b* stade adulte.

Fig. 13. *Cotylanthera*; à côté, un noyau.

Fig. 14. *Cupressus*.

Fig. 15. *Pithecolobium*; à côté, deux sphérules libres d'un autre sporangiole et un noyau.

Fig. 16. *Turpinia*. Bout de filament portant trois sporangioles.

Fig. 17. *Juniperus*.

Fig. 18. *Araucaria*.

Fig. 19. *Celtis*. Filament portant deux sporangioles jeunes et deux adultes.

Fig. 20. *Coffea*.

Eig. 21*a* et *b*. *Casuarina*.

Fig. 22. *Impatiens*; à côté, un noyau.

Fig. 23. *Nauclea*; à côté, un noyau.

Fig. 24. *Myrmechis*. Coupe transversale d'un rhizome, rampant à fleur de terre.

b. bourgeon; *p*. poil absorbant; *c. m*. cellules à pelotes mycéliennes; *c. s*. cellules à pelotes mycéliennes, qui renferment en outre chacune un des grands corps jaunâtres; *t. v*. tissu vert, contenant de la chlorophylle.

UEBER COTYLANTHERA BL..

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS TROPISCHER SAPROPHYTEN.

VON

W. FIGDOR.

Soweit bekannt, sind alle unserer mitteleuropaeischen Flora eigenthümlichen Gentianaceen chlorophyllführend, während einige wenige Vertreter dieser Familie, welche in den Tropen wie auch in der gemässigten Zone von Asien und Amerika einheimisch sind, sich durch den Mangel an Chlorophyll oder durch eine etwas andere Färbung, als sie normal assimilierende Pflanzen besitzen, auszeichnen.

Obwol gerade in neuerer Zeit den biologischen Verhältnissen mehr Aufmerksamkeit als bisher zugewendet wurde, so habe ich doch nur wenige diesbezügliche Angaben über diese fremdländischen zuletzt erwähnten, schon durch ihr Aussehen auffallenden Gewächse in der Literatur gefunden. Wir wissen, dass dieselben entweder als Saprophyten oder als Parasiten zu bezeichnen sind; auch kommen Übergänge sowohl untereinander wie zwischen der einen oder der anderen dieser beiden Gruppen und den normal grünen Pflanzen vor.

Eine, soweit es sich mit dem freien Auge beurtheilen lässt, chlorophylllos erscheinende Gentianacee, eine Species des Genus Cotylanthera Bl. — früher war dasselbe bei den Solanaceen untergebracht — spielte mir der Zufall gelegentlich eines Spazierganges im botanischen Garten zu Buitenzorg (zu Beginn

des Jahres 1894) in die Hände. Sie kam daselbst natürlicher Weise wildwachsend [1]) vor.

Verschiedene Thatsachen, so glaube ich, rechtfertigen es, wenn ich meine Beobachtungen betreffs des Vorkommens und der Lebensweise dieser Pflanze mittheile. Ferners mögen die anatomischen Verhältnisse dieser einen Species, über welche wir ebensowenig wie über die der anderen [2]) unterrichtet sind, besprochen werden.

Mit einigen Worten sei vorerst dasjenige angeführt, was ich bezüglich der Lebensweise der chlorophylllosen Gentianaceen — Genera in der Literatur vorfand.

Drei Genera kommen hiebei in Betracht und zwar das Genus Voyria [3]), Voyriella [4]) und Cotylanthera. Die beiden ersteren sind Bewohner des tropischen Amerika, während das letztere ausschliesslich auf Asien beschränkt ist und zwar kommen zwei Species in dessen Tropengebiete [5]) — im malayischen Archipel und auf den Mangsi-Inseln —, die dritte in der gemässigten Zone [6]) — im Hymalayagebirge — vor. Insgesammt wurden sie von Seite der Systematiker als Chlorophylllos und zwar als Parasiten beschrieben [7]). Erst Johow [8]) war es vorbehalten, wenigstens für 3 Voyria-Arten (V. tenella, V. trinitatis, V. uniflora), durch

---

1) Wie ich erfahren, ist dieses Genus überhaupt dort noch niemals beobachtet und vermuthlicher Weise mit Erdballen aus dem javanischen Urwalde eingeschleppt worden.

2) Im Ganzen kann man höchstens 3 unterscheiden.

3) Das Genus Voyria wurde nach Gilg: Gentianaceae in Engler's natürlichen Pflanzenfamilien in die Genera Voyria und Leiphaimos getheilt.

4) Wegen der Literatur dieser und der vorhergehenden Gattung cf. die eben erwähnte Arbeit Gilg's: Gentianaceae und Knoblauch's: Beiträge zur Kenntniss der Gentianceae. (Bot. Centralblatt LIX. Bd. 1894, pg. 321.) In ersterer Arbeit (pg. 52) ist den dort angeführten chlorophylllosen Genera noch das Genus Voyriella zuzufügen.

5) Cotylanthera tenuis Bl. (Eophylon Lobii A. Gray) auf Java und C. tenella (A. Gray) auf den Mangsi-Inseln nördlich von den Ladronen.

6) C. paucisquama Clarke nach C. B. Clarke: Hook. Fl. Brit. Ind. IV. pg. 94. (1883).

7) C. L. Blume: Bijdragen tot de Flora van Nederlandsch Indië. Batavia 1825. pg. 707.

Asa Gray: Jour. Linn. Soc. XI. 1871, pag. 22.

C. B. Clarke: cf. Anm. 6 dieser pag.

8) F. Johow: Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Bot. Bd. 16. Berlin 1885.

F. Johow: Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Ebendort Bd. 20. Berlin 1889.

Beobachtungen an Ort und Stelle in Westindien nachzuweisen, dass die bisherigen Angaben der Systematiker den Thatsachen nicht entsprechen und dass hier keine parasitische, wohl aber eine saprophytische Lebensweise vorliegt. Warming [1]) stellte auch ganz das Gleiche für V. uniflora (?) fest.

Was das Genus Cotylanthera anbetrifft, das uns hier zunächst interessiert, so erwähnt zwar Johow dasselbe gelegentlich der Besprechung der systematischen Stellung der Voyria in der im Jahre 1885 publicierten Arbeit [2]), sowie in der 4 Jahre später veröffentlichten Zusammenfassung [3]) der chlorophyllfreien Humuspflanzen als ein Genus asiatischer Saprophyten.

Leider ist aber die Stelle nicht citiert auf Grund derer dies geschieht. Ich konnte sie in der Literatur auch nicht ausfindig machen und kann ich vorderhand nur annehmen, dass Johow durch das Ergebnis der Untersuchung bei der Voyria verleitet, einen Schluss per analogiam gezogen hat, eine Behauptung, die noch dadurch ihre Bekräftigung erfährt, dass er an einer anderen Stelle [4]) sagt: „die Cotylanthera besitzt Wurzeln von gänzlich unbekannter Gestalt."

Knoblauch [5]) führt zufolge seiner Studien das fragliche Genus als ein parasitisches an. Durch seine Mittheilungen ward mir eine Gewissheit mehr zu Theil, in der Literatur nichts übersehen zu haben.

Gilg [6]) hingegen schliesst sich bei der Bearbeitung der Gentianaceen wahrscheinlich auf Grund der Angaben Johow's [7]) der Ansicht des letzteren an und schreibt dem Genus Cotylanthera eine saprophytische Lebensweise zu. Bei der allgemeinen Besprechung der Vegetations-Organe der 3 eingangs genannten Genera wird zwar erwähnt „dass kein Zweifel besteht, dass wir es mit Saprophyten zu thun haben." Gleich jetzt will ich

---

1) Warming: Lagoa Santa Kjøbenhaven 1892. p. 298.
2) Johow: cf. l. c. Bd. 16, p. 421.
3) Johow: cf. l. c. Bd. 20, p. 481.
4) Johow: cf. l. c. Bd. 20, p. 491.
5) Knoblauch: cf. l. c. p. 322.
6) Gilg: cf. l. c. p. 52. Lfg. 120 und 121.
7) Johow: cf. l. c.

vorgreifend sagen, dass ich Gilg's Vermuthung wenigstens bezüglich des Genus Cotylanthera auf Grund meiner eigenen Beobachtungen ganz bestätigen kann.

Schliesslich sei noch der Vollständigkeit halber bemerkt, dass in der gemässigten Zone Nordamerikas 2 Genera, Bartonia und Obolaria [1]), vorkommen, die dem äusseren Anscheine nach den Übergang von den chlorophylllosen zu den grünen, normal assimilierenden Gentianaceen vermitteln; sie sind bereits durch Chlorophyll gefärbt, Bartonia — nur 1 Species ist bekannt — hellgrün, Obolaria (durch 2 Species vertreten) tief dunkelgrün. Ausserdem sind bei beiden die Laubblätter zu Schuppen reduciert.

Auch über diese Pflanzen müssen erst genaue biologische Untersuchungen angestellt werden, ebenso wie über einige in unseren Gegenden vorkommenden Gentianaceen-Species, von denen Kerner [2]) auf Grund gewisser Thatsachen vermuthet, dass sie trotz Chlorophyll und blattartiger Assimilationsorgane Saprophyten [3]) sind.

Weitere Angaben konnte ich über den uns hier interessierenden Gegenstand nicht ausfindig machen.

I. Zur Morphologie und Biologie der Cotylanthera tenuis Bl.

Dass die von mir auf Java beobachtete Cotylanthera tenuis Bl. (T. XVI. Fig. 1) nicht schon früher die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt hat, ist wohl hauptsächlich ihrer geringen Höhenentwicklung zuzuschreiben. Die stärksten Exemplare, in deren Besitz ich gelangte, waren vom Ansatze der Wurzeln bis zur obersten Blüte gemessen cc. 7—9 cm. hoch, schwache oft kaum 2—3 cm. Dabei ist zu bemerken, dass gewöhnlich $^1/_3$, nicht

---

1) Bezüglich dieser Genera cf. die citierten Arbeiten Knoblauch's und Gilg's. Von Johow wird Bartonia als ein Holosaprophyt angeführt. cf. l. c. Bd. XX, p. 481.

2) Kerner: Pflanzenleben I. p. 92.

3) Nach Johow l. c. Bd. 20. p. 479 Hemisaprophyten. Nur nebenbei sei erwähnt, dass sich dieser Begriff nicht mit dem deckt, wie er in Tubeuf's: Pflanzenkrankheiten, Berlin 1895 p. 6. gebraucht wird.

selten sogar die Hälfte der ganzen Pflanze im Erdboden steckt; dieser Theil ist meist infolge der vielen Hindernisse, die von den einzelnen Individuen umgangen werden müssen, bevor sie das Tageslicht erreichen, nach den verschiedensten Richtungen hin gekrümmt.

Wie schon erwähnt, erscheint das Pflänzchen dem freien Auge vollständig chlorophylllos; ob nicht vielleicht doch Spuren des grünen Farbstoffes vorhanden sind, vermag ich nicht anzugeben, da ich es infolge Zeitmangels in Java unterliess, die Pflanze nach dieser Richtung hin optisch zu untersuchen. Auch von specifisch ausgebildeten Farbstoffträgern konnte ich nichts bemerken. Die vegetativen Theile wie auch die Blüthen sind im Gegensatze zu GILG's [1]) Angabe, nämlich: dass die ganze Pflanze röthlich gefärbt ist, hyalin, gelblich weiss; nur die Oberseite der Corollenblätter ist manchmal vom Schlunde aus schwach blauviolett tingiert, eine Färbung, die wie es mir schien, vom Alter der Blüte und dem Standorte, auf welchem das Exemplar vorkommt, abhängig ist. Wahrscheinlich ist auch hier, wie so oft, Anthokyan die Ursache dieser Erscheinung.

Naturgemäss war es zunächst das Erste, zu untersuchen, ob diese Pflanze eine parasitische oder saprophytische Lebensweise führt.

Ich hob deshalb die einzelnen Individuen immer mit einem grossen Erdballen aus, um dadurch eine etwaige Verletzung der Wurzeln zu vermeiden. Trotzdem ich ferner beim Auswachen und Wegpraeparieren der Erde die grösste Vorsicht anwandte, konnte ich in keinem einzigen Falle eine Verwachsung der Wurzeln der Cotylanthera mit dem zahllosen anderen Wurzelgewirre, zwischen welchem diese vorkommen, constatieren: Daher ist es erwiesen, dass die Cotylanthera tenuis Bl. ein echter Saprophyt ist und kein Parasit.

Ich stellte hiebei fest, dass das Wurzelsystem — neben dem Gynaeceum wol der interessanteste Theil der ganzen Pflanze — seinen Ursprung aus dem schwach verdickten unteren Ende der Axe nimmt.

---

1) GILG: Gentianaceae l. c. p. 52.

Leider war es mir nicht möglich die Entwicklung derselben bei den einzelnen Individuen zu beobachten und kann ich daher nicht mit Sicherheit behaupten, ob diese als ein Rhizom mit Adventivwurzeln wie bei den nahe verwandten Voyria-Arten [1]) aufzufassen ist. Eine Bestätigung dieser Ansicht liegt wol darin, dass die fragliche Partie hin und wieder im Boden schief verläuft, öfters daraus Sprosse entstehen, und auch in der Färbung mit der der Caulome übereinstimmt. Niederblätter zwar konnte ich kein einziges Mal beobachten. Anderseits wäre es aber auch nicht unmöglich, dass nur der Stumpf der an älteren Exemplaren zu Grunde gegangenen Haupt- (Pfahl-) Wurzel [2]) vorliegt. Denn dass im Jugendstadium eine solche vorhanden ist, lehrte mich ein jedenfalls sehr junger Keimling [3]). (T. XVII. Fig. 19.).

Von dem Axenende laden, ganz abgesehen von der morphologischen Deutung dieses Organs, nahezu in einer Ebene nach allen Richtungen hin — also radiär — Wurzeln aus; denselben verdanken oft auch Seitenwurzeln, die sich auch nur in horizontaler Richtung ausbreiten, ihre Entstehung. Alle besitzen merkwürdigerweise an verschiedenen Stellen eine verschiedene Dicke und Farbe. Oft sind sie eine geraume Strecke hin, sogar bis zu 1 cm. fadenförmig dünn, gelblichweiss wie die gesammte Pflanze, dann wieder unregelmässig aufgetrieben, walzig geformt und gelbbraun tingiert.

Wodurch diese Eigenthümlichkeiten hervorgerufen werden, darauf komme ich später noch zurück.

Wenn wir die Eintheilung der Wurzelsysteme der Saprophyten nach den Beobachtungen und der Zusammenstellung Johow's [4]) gemäss der am häufigsten vorkommenden Typen, nämlich dem „korallenförmigen und dem vogelnest — oder morgensternartigen", acceptieren, so ist das Wurzelsystem der Cotylanthera unbedingt dem letzteren zuzuzählen.

Dieses scheint (nach Johow) solchen Saprophyten eigenthüm-

---

1) Johow: l. c. Bd. 16, p. 423.

2) Bei unseren einheimischen Saprophyten ist nur bei Monotropa eine Hauptwurzel ausgebildet, cf. Johow: l. c. Bd. 16, p. 422.

3) cf. p. 221. 4) Johow: l. c. Bd. 16, p. 421 ff.

lich zu sein, welche im lockeren Humus vegetieren, jenes hingegen den in einem festen Lehmboden wachsenden.

Am Goenoeng Boeroeng [1]) (Vogelberg) in der Nähe von Buitenzorg, wo ich das Pflänzchen das erstemal zu Gesicht bekam und in einigen wenigen Exemplaren eingesammelt hatte, kam es auch, soweit ich mich erinnere, im tiefsten Waldesdunkel auf einem lockeren, kahlen, humusreichen Boden vor. Im botanischen Garten zu Buitenzorg (in der Canarienallee) hingegen wuchs die Cotylanthera zwischen einem schlechten mässig beschatteten Rasenbestande, und war der Boden daselbst ein ziemlich fester lehmartiger, von zahllosen Wurzeln und verwesenden Pflanzentheilen aller Art durchsetzt. Der Wurzelausbildung gemäss dürften demnach letztere Standortsverhältnisse etwas aussergewöhnliche gewesen sein.

In Übereinstimmung mit der saprophytischen Lebensweise der Cothylanthera sind an dem Caulome auch nur zu Schuppen reducierte Blätter vorhanden. Dieselben stehen decussiert und sind Stengelumfassend. Von der Stelle, wo je 2 opponierte Schuppen aneinander stossen, läuft eine Riefe, welche schon mit freiem Auge deutlich sichtbar ist, bis zum nächst älteren Internodium herab.

Was die Verzweigung der ganzen Pflanze anbetrifft, so muss dieselbe als eine höchst einfache bezeichnet werden. Der gewöhnliche Fall ist der, dass einzig und allein ein Hauptspross gebildet wird, der immer mit einer terminalen Blüte abschliesst. (Bei den übrigen Saprophyten [2]) scheint stets dasselbe zu geschehen). Nur an sehr kräftigen Exemplaren ist manchmal eine Bildung von Seitensprossen und zwar in den Achseln der schuppenartigen Blattorgane, sei es dass dieselben unter- oder oberirdisch liegen, zu beobachten. Auch diese endigen stets mit

---

1) Geheimrat G. Kraus (Halle) fand zugleich mit mir daselbst einige zarte chlorophylllose Pflänzchen, die wir in der Eile alle für Burmanniaceen hielten und sofort in Alcohol aufbewahrten. Erst später, als ich mich schon lange mit der Cotylanthera beschäftigt hatte, machte mich Gh. Kraus darauf aufmerksam, dass wir gelegentlich der Excursion auf den Vogelberg neben Gonyanthes, wie ich glaube, auch die Cotylanthera gesammelt hatten.

2) Johow: l. c. Bd. 20, p. 488.

einer Blüte; rein vegetative Sprosse konnte ich niemals bemerken und müssen wir die so entstandene Inflorescenz, da die Entwicklung eine basipetale ist, als eine cymoese ansprechen.

Dass an dem unterirdischen Organe der Cotylanthera, von dem die Wurzeln ausladen, auch manchmal Sprosse entstehen, daran sei nochmals erinnert.

Bezüglich des Baues der Blüthe [1]) will ich mich ganz kurz fassen, obwol die Diagnose auch dieser Species Vieles zu wünschen übrig lässt. Ich muss einstweilen deshalb von der Aufstellung einer solchen absehen, weil mir die Originalexemplare dieser sowie der beiden anderen Species, die theils in Kew theils in Calcutta liegen, nicht zugänglich sind. Aus den beigegebenen Abbildungen ersieht man übrigens deutlich die Formen der einzelnen Blütentheile. (T. XVI. Fig. 7 u. 8). Die Ausmaasse derselben, welche für den Systematiker auch wichtig sind, sollen im Folgenden im Durchschnitte von zahlreichen Messungen angeführt werden.

Gesammtlänge des calyx 3,35 mm.
Länge eines Kelchzipfels 1,5—1,75 mm.
Grösste Breite eines Kelchzipfels 1,5—2,00 mm.
Gesammtlänge der corolla 6—8 mm.
Länge eines Blumenblattzipfels 4,5—6 mm.
Grösste Breite eines Blumenblattzipfels 2,25—2,5 mm.
Länge der Stamina 3—4 mm.
Länge der Antheren 1,5—2,5 mm.
Höhe des Fruchtknoten 1,5—2 mm.
Länge des Griffels 4—4,5 mm.

Das Androeceum und Gynaeceum soll im II. Theile dieser Arbeit ausführlicher besprochen werden.

Zum Schlusse nur noch einige Worte betreffs der Vermeh-

---

1) Neben normalen Blüten (nach dem viergliedrigen Typus gebaut) fand ich unter dem zahlreichen Materiale auch einige anormale:

1. $K_5\,C_5\,A_4$ Griffel anormal entwickelt.
2. $K_4\,C_5$ (Ein Blumenblattzipfel rudimentär) A_4 (Eine Anthere in ein Corollenblatt umgewandelt).
3. $K_4\,C_5\,A_5$.
4. Blüte normal. Eine Anthere in ein Corollenblatt metamorphosiert.

rung. Man muss hier zwischen einer vegetativen und generativen unterscheiden. Die ungeschlechtliche findet durch Bildung von Adventivknospen an den bereits oben beschriebenen Wurzeln statt. Im Ganzen beobachtete ich 2 derartige Fälle.

Der eine ist insoferne von Interesse als 2 blühende Exemplare durch eine 2—3 cm. lange Wurzel mit einander verbunden waren und die übrigen von jedem Axenende ausladenden Wurzeln sich hauptsächlich nach den den beiden Pflanzen abgewendeten Seiten hin entwickelten [1]). Es wäre zwar auch möglich dass hier überhaupt keine Adventivbildung eingetreten war, sondern ein Übergang einer Wurzel zum Spross wie dies ja z. B. für Neottia nidus avis [2]) constatiert wurde; doch spricht der zweite beobachtete Fall gegen diese Auffassung.

Dass auch eine Vermehrung durch Samen erfolgen kann, beweist eine sehr junge Pflanze, an welcher daranhängende Testafragmente deutlich zu sehen sind. Ich stiess auf dieselbe gelegentlich des Herauspräparierens einer blühenden Pflanze aus dem Erdboden. Der Keimling zeigt eine nickende Vegetationsspitze und eine wol entwickelde Pfahlwurzel, aus welcher 3 Seitenwurzeln, 3 Orthostichen entsprechend, hervorbrechen. Gelegentlich der Besprechung des Wurzelsystems habe ich mich auf dieses Exemplar berufen. Die Details der Entwicklung der Keimpflanzen müssen uns erst weitere Untersuchungen lehren. Der Nachweis der Keimfähigkeit der Samen erscheint mir übrigens deshalb besonders interessant, weil neben normal entwickelten Samen mit einem sehr reducierten Embryo auch viele sogenannte „taube" Samen vorkommen.

Bezüglich der Frage der Bestäubung der Narbe mit Pollenkörnern kann ich nur sagen, dass dieselben vermuthlich durch Insecten auf die Narbe übertragen werden. Ich neige deshalb dieser Ansicht zu, weil ich niemals periodisch wiederkehrende

---

1) Leider sind die Exemplare während des Transportes van Java arg beschädigt worden.

2) H. Reichenbach: De pollinis Orchidearum generi ac structura. pg. 19. cit. nach Irmisch: Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853 pg. 26.

Bewegungen einzelner Blütenbestandtheile wahrnehmen konnte und die Öffnungsstellen der Antheren immer tiefer als die Narben zu liegen kommen.

II. Anatomische Untersuchung der Cotylanthera tenuis Bl.

A. *Wurzel.*

Wenn ich ganz allgemein von „Wurzel" rede, so meine ich stets die Seiten- oder Adventivwurzeln. Man erinnere sich hiebei an das bereits hierüber Gesagte [1]).

In der Wurzel verläuft ein radiär gebauter, di-seltener triarcher Centralcylinder, welcher wie gewöhnlich durch einen Pericykel und eine Endodermis von dem Rindengewebe getrennt wird. (T. XVI. Fig. 2.)

Nicht weit von der Vegetationsspitze, die mit einer schwach entwickelten Wurzelhaube versehen ist, ist bereits die Bildung von Gefässen zu beobachten. Sie sind nur in geringer Anzahl (4—6) im Centralcylinder vorhanden, netzfaserförmig, im Jugendzustande schraubig verdickt, eher eng- als weitlumig und verholzt. Andere Elemente sind an dem Aufbau des Xylems nicht betheiligt.

Das Phloëm ist nur schwach entwickelt; es besteht aus einigen wenigen englumigen, in die Länge gestreckten Zellen, die theils mit schiefen theils mit horizontalen Wänden an einander schliessen. Hie und da glaubte ich fein getüpfelte Siebplatten zu beobachten, doch kann man von einer deutlichen Gliederung des Phloëmtheiles wie bei höheren Pflanzen absolut nicht reden.

Wie schon erwähnt, schliesst an die Endodermis nach aussen hin ein Intercellularen-reiches, nahezu isodiametrisches Rindenparenchym an. Gegen das Epiblem [2]) werden die Elemente desselben allmählig von kleinerer Gestalt und nehmen dann auch die daselbst vorkommenden im optischen Durchschnitte als 3

---

1) Die Hauptwurzel, die mir nur in einem Exemplare vorliegt, habe ich nicht untersucht, da ich sie als Beleg aufzubewahren vorzog.

2) Wiesner: Anatomie und Physiologie der Pflanzen, p. 101.

oder 4 seitigen Räume erscheinenden Intercellularen im Verhältnis an Grösse ab. In der äussersten Zellenlage, anstossend an das gleich zu erwähnende Hypoderm sind nur mehr schwach collenchymatische Verdickungen der Membranen zu beobachten.

Ein einschichtiges, selten zweischichtiges Hypoderm (Exodermis) bildet den Übergang vom Rindenparenchym zum Epiblem. Die Zellen des letzteren sind von länglicher Gestalt, parallel zur Längsaxe der Wurzel gestreckt und schliessen lückenlos aneinander; gewöhnlich sind sie schwach papillös vorgewölbt. An einzelnen Stellen konnte ich jedoch auch derartige Ausstülpungen wahrnehmen, die wohl als reducierte Wurzelhaare anzusprechen sind. Ihre Länge betrug nämlich im Durchschnitte von einigen Messungen 50—80 μ; zudem waren die Membranen an der Spitze der Ausstülpungen immer verquollen, stark lichtbrechend, wie es gewöhnlich an typisch ausgebildeten Wurzelhaaren zu beobachten ist. Bekanntlich ist das Vorkommen dieser an den Wurzeln von Saprophyten eine Ausnahme [1]); bis jetzt wurden solche nur bei den Triuriaceen Sciaphila Schwackeana (nach Johow), und mit einiger Wahrscheinlichkeit auch bei Sc. Spruceana (nach Miers) beobachtet.

Was das mikrochemische Verhalten der einzelnen Gewebearten betrifft, so ist Einiges bemerkenswert: Die Membranen der Endodermis erweisen sich den Korkreactionen [2]) gegenüber als nicht verkorkt. Ein ganz gleiches Verhalten wurde auch schon von Johow für Voyria tenella [3]) als eine Ausnahme angegeben. Gleichwohl will ich nicht verschweigen, dass in unserem Falle die inneren Längswände der Endodermis sowie die Hälfte der diesen anliegenden Radiärwände nach Behandlung mit ClZnI gelb gefärbt werden, ebenso wie der Pericykel und die an die Gefässe anstossenden Elemente des Phloëms, welche sonst gewöhnlich eine Cellulose-Reaction geben. Auch das Hy-

---

1) Johow: l. c. Bd. 20. p. 498.

2) Nebst anderen wurden auch die von Zimmermann eingeführten Reactionen auf Kork angewendet. Cf. Zimmermann: Mikrochemische Reactionen von Kork und Cuticula. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie und für mikroskop. Technik. Bd IX. 1892. p. 58.

3) Johow: l. c. Bd. 16. p. 430.

poderma verhält sich nur in manchen Fällen ebenso wie das darüber befindliche Epiblem, das immer verkorkt ist.

Schon im allgemeinen Theile habe ich die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass die Wurzeln an verschiedenen Stellen neben einer verschiedenen Färbung einen ungleichen Durchmesser besitzen. Oft ist derselbe an den verdickten Partieen doppelt oder dreifach so gross als an den fadenförmigen und beruht diese Erscheinung, wie an Querschnitten zu ersehen ist, darauf, dass in den ersteren Partieen die einzelnen Elemente des Rindenparenchyms nicht nur relativ grösser sind als in den normalen Theilen, sondern auch in radiärer Richtung numerisch überwiegen. Kurz gesagt: es liegt hier ein Fall von Hypertrophie vor. An solchen Stellen schliessen die einzelnen Zellen eng aneinander und konnte ich Intercellularen niemals beobachten. Manchmal war auch der Gefässbündelstrang daselbst etwas stärker entwickelt. Dies ist jedoch wohl nur Zufälligkeiten zuzuschreiben, da sich eine Gesetzmässigkeit bezüglich der Grössenverhältnisse hiebei nirgends ergab.

Was diese verschiedenartige Ausbildung des Rindenparenchyms bedingt, zeigt uns die Betrachtung der Inhaltskörper daselbst. Als solchen begegnen wir in den unverdickten Partieen der Wurzel nebst einem dünnen protoplasmatischen Wandbeleg und einem Zellkerne einigen wenigen Stärkekörnern; manchmal sind die Zellen auch gänzlich mit letzteren vollgepfropft. Dieselben sind von polyedrischer Gestalt, zu Gruppen vereinigt, so dass es den Anschein hat als ob zusammengesetzte Stärkekörner vorliegen würden. Jodbehandlung ruft keine Blaufärbung sondern eine rothe oder braunrothe Tinction hervor, so dass man hauptsächlich auf Gegenwart von Amylodextrin [1]) schliessen darf.

Rindenparenchymzellen einer nicht allzu verdickten Wurzelpartie, die gelblich oder höchstens gelbbraun gefärbt war, finden wir hingegen von Pilzhyphen befallen. (T. XVI. Fig. 3.) Dieselben haben einen Durchmesser von 1—2 μ und winden sich

1) Cf. Arthur Meyer: Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895. p. 27 und 79 ff.

in den Zellen nach den verschiedensten Richtungen hin und her; auf diese Weise entstehen dicht oder weniger dicht gewickelte Knäuel. Die Hyphen, deren Enden gewöhnlich etwas angeschwollen sind, durchbrechen die Zellmembranen und lassen sich oft auf eine geraume Strecke in diesem Gewebe verfolgen. Niemals wuchern die Pilze zwischen den einzelnen Zellen, wie es von Treub [1]) für das innere Gewebe des Prothalliums von Lycopodium cernuum und L. annotinum beschrieben worden ist und wodurch auch Verschiebungen der Zellelemente zu Stande kommen. Ähnliche Verhältnisse fand auch Goebel [2]) bei L. inundatum vor, während andrerseits für L. phlegmaria Treub [3]) nachwies, dass die Pilze daselbst immer nur im Innern der Zelllumina vegetieren. In neuester Zeit hat auch A. Y. Grevillius [4]) bei dem Genus Botrychium eine intracellular vorkommende Mycorhiza [4]) beschrieben.

Wodurch diese Verschiedenheit bezüglich des topographischen Vorkommens der Mycorhizen bedingt wird, ist uns vorderhand vollkommen unklar. Möglich, dass es immer verschiedene Arten oder Genera von Pilzen (selbst die Genera sind nicht stets mit Sicherheit bestimmt) sind oder dass auch Stoffwechselproducte die Ursache hiefür bilden.

In alten Zellen, die bereits stark gelb oder dunkelbraun gefärbt sind, ist von den Hyphen ohne vorherige Behandlung mit gewissen Reagentien nichts zu sehen. Die einzelnen Zellen sind nämlich oft von mehreren rundlichen, manchmal auch klumpenartigen Gebilden erfüllt, die aus einer stark lichtbrechenden Masse bestehen und wie Reactionen (z. B. Alkannin oder Verseifung mit K O H nach Molisch) ergaben, Fettartiger

---

1) Treub: Études sur les Lycopodiacées. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Bd. IV. 1884. p. 124.

2) Goebel: Bot. Ztg. 1887. p. 161 ff.

3) Treub: ebendaselbst II. Bd V. 1886.

4) A. Y. Grevillius: Ueber Mycorhizen bei der Gattung Botrychium etc. Flora Bd. LXXX. 1895. Heft 2.

Eine sorgfältige Zusammenstellung der Literatur über Mycorhizen findet man bei Georg F. L. Sarauw: Rodsymbiose og Mycorrhizer. Kjøbenhavn 1893. Extrait du Journal de Botanique T. 18. Livr. III—IV. 1893.

Natur sind. In derselben erscheinen unzählige, nadelartige Krystalle, nach den verschiedensten Richtung hin orientiert, eingebettet. Nach Behandlung mit Benzol oder Petrolaether, wodurch die Fette gelöst werden, sieht man, dass dieselben nichts anderes als die kreuz und quer eingesunkenen Membranen der abgestorbenen Pilzhyphen sind. Von Stärke ist in den eben beschriebenen Zellen absolut nichts mehr zu bemerken. Das Vorkommen von zahllosen Krystallen in den Inhaltskörpern der mit Pilzen inficierten Zellen, beschrieb auch Johow [1]) bei den Wurzeln der Voyria-Arten. Wahrscheinlich sind dort die Verhältnisse die gleichen oder sehr ähnliche, wie bei unserer Cotylanthera und ist Johow bezüglich der Natur der Krystalle nur durch ihre Fähigkeit der Doppelbrechung irregeführt worden; denn auf Grund verschiedener Reactionen kam er zu keinem sicheren Resultate.

Öfters lässt sich im Centrum eines derartigen Hyphengewirres noch ein compacter, dunkel gefärbter Körper erkennen, über dessen Natur ich nicht klar werden konnte; vielleicht ist es die ursprünglich sackartige Auftreibung einer Hyphe, um die sich dann die anderen Hyphen herumschlingen, wie dieser Vorgang zuerst von Wahrlich [2]) für Orchideen-Pilze beschrieben wurde. Dass derartige Ausbuchtungen auch an jüngeren Partieen von dieser Species, welche die Wurzeln der Cotylanthera bewohnt, vorkommen, ist deutlich zu ersehen.

Weder in noch an der Cotylanthera konnte ich Fructificationsorgane des sie bewohnenden Pilzes vorfinden. Es ist mir daher leider unmöglich über das Genus, dem der fragliche Pilz angehört, etwas Bestimmtes zu sagen wie auch bezüglich der Function desselben, da ich in Buitenzorg zu derartigen physiologischen Untersuchungen zu wenig Zeit zur Verfügung hatte.

Wie wir sehen, stimmen all' die anatomischen Beobachtungen, die ich gemacht, vollkommen — etwas anderes war auch nicht zu erwarten — mit den Resultate überein, zu dem ich

---

1) Johow: l. c. Bd. 16, p. 431.

2) Wahrlich: Beitrag zur Kenntnis der Orchideenwurzelpilze, Bot. Ztg. 1886, p. 481 ff.

auf Grund einer rein biologischen Untersuchung gekommen bin: dass nämlich die Cotylanthera tenuis Bl. eine saprophytische Lebensweise führt.

Es ist auch sicher, dass die Cotylanthera und die sie bewohnende Pilzspecies in einem gewissen Wechselverhältnisse zu zu einander stehen. Wir müssen sie nach der Eintheilung, wie sie Frank [1]) gegeben, den „pilzverdauenden Pflanzen" zuzählen und zwar den chlorophyllfreien Humusbewohnern, bei denen eine endotrophe Mycorhiza ausgebildet ist.

Weitere Untersuchungen werden uns wahrscheinlich ganz ähnliche Verhältnisse bezüglich der übrigen Arten dieses Genus lehren.

B. *Spross.*

Wie bei den bisher untersuchten saprophytischen Gentianaceen, so sind auch hier die anatomischen Verhältnisse höchst einfache.

Die Gefässbündel sind in den Sprossen zu einem nicht vollständig geschlossenen Ringe, innerhalb welches das ziemlich mächtig entwickelte Mark zu liegen kommt, angeordnet und, wie es Gilg [2]) überhaupt kürzlich für die Gentianoideae nachgewiesen hat, bicollateral entwickelt. (T. XVI. Fig. 4.) Manchmal war ich im Zweifel, ob ich Siebröhrenstränge nicht als markständig bezeichnen sollte; doch die Angabe Jonow's [3]) betreffs Voyria, bei der concentrisch (und zw. innen Xylem, aussen Phloëm) gebaute Gefässbündel vorkommen, hat mir, so glaube ich, den richtigen Weg gewiesen.

Die wenigen Gefässe sind nicht allzu weitlumig, unregelmässig netzfaserförmig verdickt und verholzt. Hie und da sind die schief oder auch quer gestellten Wände, welche die Zellen ursprünglich trennten, nicht vollständig resorbiert, und ist dann die Verbindung zwischen den einzelnen Lumina nur mittelst grosser Poren hergestellt. Bei der Fächenansicht der Hori-

---

1) Frank: Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1892 I. p. 559.
2) Gilg: Gentianaceae l. c. p. 52.
3) Johow: l. c. Bd. 16 p. 436.

zontalwände gewinnt man dann den Eindruck als ob ein unregelmässiges Maschenwerk vorliegen würde.

Soweit mir bekannt, sind derartige Fälle selten beobachtet worden. In DE BARY's [1]) vergleichender Anatomie der Vegetationsorgane fand ich etwas Aehnliches nur bezüglich einer Avicennia nach einer Angabe von Sanio erwähnt. In neuerer Zeit hat OLIVIA RODHAM [2]) einige wenige derartige Fälle zur Kentnis gebracht; daselbst ist auch die einschlägige Literatur berücksichtigt. Dass GILG [3]) jüngst im Allgemeinen für die Gentianoideen auch derartige Verhältnisse nachgewiesen hat, sei noch erwähnt.

Was die einzelnen Elemente des Phloëm's betrifft, so kann man 2 verschiedenartige unterscheiden, weitlumige, welche einen wässerigen Inhalt führen, und englumige, die reich an protoplasmatischer Substanz und Stärkekörnern sind. Nach der Lagerung beider zu einander, halte ich die ersteren für Siebröhren, obwohl mir der Nachweis der Siebplatten nicht mit vollständiger Sicherheit gelang, die letzteren für Geleitzellen.

An das äussere Phloëm schliesst direct das Rindenparenchym an. In den mehr gegen das Innere des Sprosses zu gelegenen Partieen bemerkt man öfters schwach collenchymatische Verdickungen, die manchmal verholzt sind; sonst treten regelmässig Intercellularen auf, die in der äussersten Zellreihe dieses Gewebes gegen die Epidermis hin verschwinden, nachdem sie allmählig an Grösse abgenommen haben. In derselben Richtung werden auch die einzelnen Zellen kleiner und wird hiedurch allein die mechanische Festigung des Stengels erzielt. Das Rindenparenchym umgeben schliesslich längliche Epidermiszellen, die von einer wellenförmigen Cuticula bedeckt sind.

Interessant ist das Vorkommen von Spaltöffnungen am Stengel, weil solche, wie ich glaube, bis jetzt an oberirdischen

---

1) DE BARY: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877, p. 174.

2) OLIVIA RODHAM: Zur Kenntnis der Gefässquernetze. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. VIII. 1890 p. 188.

3) GILG: l. c. p. 52.

Organen von vollkommenen Saprophtyen [1]) noch nicht beobachtet wurden. (T. XVI. Fig. 5.). Sie liegen entweder einzeln oder auch in Gruppen zu zweien gewöhnlich in der Nähe der Ansatzstelle der Schuppenartigen Blätter und sind überhaupt nur in sehr geringer Anzahl vorhanden. Dadurch, dass die Schliesszellen tiefer als die Epidermiszellen situirt sind, also ein Vorhof gebildet wird, können sie leicht übersehen werden. Auf den ersten Blick hin fallen uns allein die den Vorhof umrahmenden Epidermiszellen, die gewöhnlich weniger in die Länge gestreckt sind als die übrigen, auf. Die Schliesszellen selbst sind ziemlich gross, bilden jedoch nur einen sehr kleinen Spalt. Ob eine Atemhöhle speciell ausgebildet ist, vermag ich nicht zu sagen, da es mir nicht gelang gerade einen Spaltöffnungsapparat quer zu treffen. Übrigens müsste eine solche nicht unbedingt vorhanden sein, da der ganze Stengel von Intercellularen in grosser Anzahl, wie schon gesagt, durchsetzt ist. Gleich hier will ich erwähnen, dass ich auch an der Unterseite der Corollenblätter Spaltöffnungen beobachtete; dieselben sind genau so gebaut wie die eben beschriebenen, nur ist die Communicationsöffnung zwischen dem Vorhofe und der Aussenwelt von geringerem Ausmaasse. (T. XVI. Fig. 6.)

Dass an der Cotylanthera auch Spaltöffnungen ausgebildet sind, erscheint uns eigentlich gar nicht merkwürdig, da sich ja doch ein Gasaustausch in der Pflanze vollziehen muss. Zur Regulierung der Transpiration sind hier freilich derartige Apparate gänzlich unnötig, da ja alle Einrichtungen nur auf ein Vorkommen in nahezu dampfgesättigter Atmosphaere hinweisen.

Bezüglich der Inhaltskörper des Phloëms und des Rindenparenchyms [2]) und zwar hauptsächlich der dem Phloëm zunächst anliegenden Partieen des letztgenannten Gewebes möchte ich noch sagen, dass sich daselbst Stärke, ebenso wie ich sie für

---

1) So weit mir bekannt, besitzt von vollkommenen Saprophyten einzig und allein Epipogum aphyllum Spaltöffnungen und zwar nur am Rhizom.

2) Daselbst beobachtete ich auch einmal Nematoden, die theils noch von der Eischale umgeben waren, theils bereits vollkommen ausgewachsen erschienen. Sie hatten eine Art Cyste um sich herum gebildet.

gewisse Partieen der Wurzel beschrieben, vorfindet. Auch hier färbt sich dieselbe rot oder rotbraun. Nach der von MEYER [1]) gemachten Zusammenstellung der Pflanzen, bei denen sich mit Jod rotfärbende Stärke beobachten lässt, ergiebt sich, dass mehr als die Hälfte derselben Saprophyten sind. Das Hauptcontingent stellen die Monocotyledonen und zwar die Orchideen. In zweiter Linie stehen die Dicotyledonen. Bezüglich der daselbst angeführten Gentianaceen (G. LUTEA und SWERTIA) verweise ich auf das früher Angeführte [2]). Unwillkürlich drängt sich da der Gedanke auf, dass zwischen dem Auftreten von Amylodextrin und dem Saprophytismus gewisse Beziehungen bestehen, über die wir heute freilich noch gar nichts wissen.

Die Stellung der zu Schuppen reducierten Blätter habe ich bereits erwähnt. Der Hauptmasse nach bestehen sie aus einem nur wenige Zelllagen dicken Parenchym, welches von einer Epidermis umgeben ist. Die Zellen derselben führen an der morphologischen Unterseite in der Nähe der Gefässbündelendigungen einen gelblichen Inhalt und sind etwas vorgewölbt, so dass eine Art Polster zu Stande kommt. Ob daselbst Spaltöffnungen vorkommen, wie es mir manchmal schien, konnte ich nicht mit Sicherheit constatieren. An den übrigen Blattpartieen sind solche bestimmt nicht vorhanden.

In der Medianebene einer Schuppe verläuft knapp unter der morphologischen Oberseite eine einsträngige Blattspur, welche sich bald nach ihrem Eintritt in den Stengel gabelt. Auf einem Querschnitte durch den oberen Theil eines Internodiums sehen wir dann die Gefässe mehr oder weniger deutlich zu 8 Gruppen vereint, die längs der Peripherie einer Ellipse liegen. An den Endpuncten der grossen Axe der elliptischen Circumferenz des Gefässbündelringes, welche immer parallel zur Mediane des zunächst darüber befindlichen Schuppenpaares verläuft, sind höchstens einige wenige Endigungen von Gefässen zu beobachten. Wenn wir weiter den Gefässbündelverlauf nach abwärts verfolgen, finden wir die 8 Gefässgruppen nach und nach eine

---

1) l. c. p. 80.

2) cf. p. 216.

kreisförmige Lagerung annehmen. Im nächst unteren Internodium sind dieselben zunächst wieder elliptisch, natürlich um 90° gedreht, dann wieder kreisförmig angeordnet u. s. w. Wir müssen uns demnach vorstellen, dass die Blattspurstränge glatt durch das zunächst darunter befindliche Internodium durchlaufen und erst im zweitnächsten endigen.

C. *Androeceum.*

Bezüglich der Stellung der Stamina in der Blüte sei vorerst erwähnt, dass sie den Einschnitten der Corolla angefügt sind und mit den Blättern derselben alternieren.

Die Antheren besitzen eine längliche Gestalt und werden nach oben zu allmählich schmäler. Auf ihrer Unterseite zeigen sie 4 sackartige Ausstülpungen, von denen die 2 nach innen gelegenen etwas stärker entwickelt sind als die äusseren. Vielleicht wird die vollkommenere Ausbildung der letzteren dadurch verursacht, dass die Filamente in ihren oberen Partieen von der geraden Richtung unter einem spitzen Winkel nach aussen hin abbiegen und in die rückwärtige Hälfte der Antheren eintreten.

In jungen Antheren finden sich auf ihrer Innenseite 4 loculi ausgebildet (T. XVI. Fig. 10.), welche noch knapp vor dem Aufspringen der Anthere bis an den oberen Rand derselben reichen; zunächst verschmelzen je 2 in einer Hälfte befindlichen, wahrscheinlich durch Schrumpfung ihrer Scheidewände mit einander und findet dann durch ungleichseitiges Wachsthum der Wandpartieen eine Öffnung der Antheren mittelst eines einzigen Porus, was von jeher bekannt ist, statt. Wir sehen nämlich bei schwacher Vergrösserung, dass der Innenrand desselben 2 Hörnchen besitzt, welche mit einander durch eine seichte Ausbuchtung verbundensind; seitlich von diesen befinden sich 2 stumpfere Erhöhungen, zwischen welchen, d. i. auf der rückwärtigen Seite, eine ziemlich tiefe Bucht verläuft. (T. XVI. Fig. 9.).

Die Öffnung der Antheren mittelst eines einzigen apicalen Porus ist bei den Gentianaceen bekanntlich eine Ausnahme.

In Bentham und Hooker ist ihrer bereits gedacht und deshalb unsere Cotylanthera unter den „formae abnormes" erwähnt. Interessant ist die Thatsache, dass C. B. Clarke [1]) gelegentlich der Aufstellung einer neuen Species (C. paucisquama) infolge einer Angabe King's, dass die Antheren sich mittels zweier Poren öffnen, auch diese Eigenthümlichkeit in die Diagnose des Genus Cotylanthera aufgenommen hat und Baillon [2]) daher vorschlägt, falls sich die Angabe King's bewahrheitet, das Genus Cotylanthera mit dem jedenfalls sehr nahe verwandten Genus Exacum zu vereinigen.

Meiner Meinung nach wäre dies infolge der gänzlich verschiedenen Lebensweise allein, sowie auch anatomischer Eigenthümlichkeiten, die noch klar gelegt werden sollen, durchaus verfehlt.

Hand in Hand mit der eben beschriebenen Öffnungsart der Antheren ist auch die Ausbildung der sogenannten fibrösen Schicht in den Wänden unterblieben.

Was die Gestalt der Pollenkörner, auf Grund derer Gilg [3]) die Eintheilung der Gentianaceen in den natürlichen Pflanzenfamilien vorgenommen hat, anlangt, so will ich gleich sagen, dass diese nur theilweise mit den Angaben, die für die Gentianoideae-Gentianeae-Exacineae gegeben werden, übereinstimmen. In diese Unterabtheilung wird nämlich das Genus Cotylanthera dort eingereiht.

Gilg stand kein Material des Genus Cotylanthera für die Untersuchung zur Verfügung und beschränke ich mich daher blofs auf die Wiedergabe meiner Beobachtungen.

Der reife Pollen der Cotylanthera ist gewöhnlich ein Einzel-, seltener ein Tetradenpollen. (T. XVI. Fig. 11.) Ein Einzelkorn gibt bei einer gewissen Lagerung im optischen Durchschnitte immer das Bild eines gleichseitigen Dreieckes, es ist also Tetraëderisch geformt und zwar mit nach aussen schwach vorgewölbten Wänden. An einer intacten Tetrade kann man deutlich unterscheiden, dass sich in den 3 Ecken, welche die Basis

---

1) Cf. p. 214.
2) Baillon: Histoire des plantes. T. X. p. 125.
3) Gilg: l. c. p. 61.

eines einzelnen Pollenkornes begrenzen, die eventuellen Pollenschlauch-Austrittsstellen befinden. Dieselben sind abgeflacht und tritt daselbst der Inhalt des Pollenkornes etwas gegen das Innere zurück [1]). Besonders deutlich sind sie nach einer gewissen Dauer der Einwirkung von Schwefelsäure zu beobachten; man sieht dann nämlich die Zellhaut an den Austrittsstellen sich vorwölben und schliesslich in Lösung übergehen; zugleich ist in den übrigen Membranpartieen eine schwache Gelbfärbung eingetreten; man muss sie demnach als cutinisiert ansprechen.

Eine Differenzierung der Pollenhaut in Exine und Intine ist nicht wahrnehmbar, ebenso wenig „Keimspalten". [2])

D. *Gynaeceum.*

Untersuchungen des Geschlechtsapparates saprophytischer und parasitischer Pflanzen haben uns bereits manche eigenthümliche, von den gewöhnlichen ganz abweichende Verhältnisse gelehrt. Auch bei der Cotylanthera begegnen wir, wie wir sehen werden, einer Ausbildung des Gynaeceums, wie sie meines Wissens überhaupt erst zwei Mal beobachtet wurde.

Der Fruchtknoten unserer Pflanze ist ein oberständiger und zwar vollkommen in zwei Fächer getheilter, wie ihn die Systematiker ganz richtig beschrieben haben. (T. XVII. Fig. 12.). An den mittelwandständigen, fleischig ausgebildeten Placenten sitzen zahlreiche Samenknospen. Nach all' dem glaube ich nun selbst, dass es keinem Zweifel mehr unterliegt, das Genus Cotylanthera bei den Gentianaceen unterzubringen.

Sobald eine Frucht reif ist, erkennt man deutlich, dass sie

---

1) Für das Einzelkorn gilt natürlich dasselbe Verhältnis. Vielleicht sind auch 4 Austrittsstellen, also in jeder Ecke eine, an jedem Pollenkorne vorhanden, doch konnte ich mich davon nicht mit vollständiger Sicherheit überzeugen.

2) Zu meinen Beobachtungen benützte ich stets Alcohol-Material, das ich in Glycerin untersuchte. Nebenbei sei erwähnt, dass ich in Buitenzorg den Pollen auch in frischem Zustande oberflächlich untersucht habe und mich genau an die tetraëdrische Gestalt desselben erinnere. Um keinen Beobachtungsfehler infolge der Praeparation zu begehen, presste ich auch Alcoholmaterial und behandelte dann den Pollen, wie GILG es angibt, mit concentrierter Chloralhydrat-Lösung, doch kam ich immer nur zu dem oben erwähnten Resultate.

eine Kapsel ist; sie öffnet sich septicid [1]). Nach dem Abfalle der Carpiden bleiben die Placenten noch lange innerhalb der Kelchblätter als kugelige Erhöhung stehen, wie auch die Corolla überhaupt lange persistierend ist.

Was den Samen anbetrifft, so ist derselbe selbst im vollkommen ausgebildeten Zustande auch hier, wie es bei Humusbewohnern gewöhnlich der Fall ist, ein sehr kleiner. Solange er noch an der Placenta befestigt ist, bemerkt man beim ersten Blicke durch das Mikroskop, dass er als ein atroper im gewöhnlichen Sinne anzusprechen ist, eine Erscheinung, die bei den sympetalen Dicotyledonen, die 3 Voyriaspecies nach der Angabe von Johow [2]) ausgenommen, bekanntlich eine Ausnahme ist. Er ist länglich geformt und wird gegen das freie Ende hin allmählich breiter. Seine Loslösung von der Mutterpflanze findet gewöhnlich an der dünnsten Stelle des Funiculus, das ist in der Nähe der Placenta, statt. Man sieht dann am Samenkorne noch Theile des Funiculus daran hängen und muss dasselbe daher als ein einseitig zugeschärftes bezeichnet werden. (T. XVII. Fig. 13.).

Im Innern eines einzelnen Kornes liegt ein grosszelliger Körper [3]) von eiförmiger Gestalt, wie wir sehen werden, ein Endosperm, welches von einer einschichtigen, in peripherer Richtung ziemlich stark zusammengedrückten Samenschale umgeben ist. Die antiklinen Wände derselben sind stark verdickt (verholzt), so dass man bei der Oberflächen-Ansicht ein netzartiges Bild bekommt (T. XVII. Fig. 17.), und dunkelbraun gefärbt, wodurch wohl die Färbung des ganzen Samenkornes bedingt ist, da die Testazellen selbst inhaltsleer sind und nur

---

1) Vielleicht auch »laternenähnlich, d. h. die Klappen bleiben dan der Spitze und an der Basis geschlossen und springen nur an den Seiten mit weiten Schlitzen auf" (Gilg Gentianaceae p. 58) welchen Vorgang Johow (l. c. Bd. 16. p. 445) bei den 3 von ihm untersuchten Voyria-(Leiphaimos-)Arten beschrieben hat. Solche Verhältnisse beobachtete ich nämlich auch, doch wäre es immerhin möglich, dass dieser klappige Zustand nur ein vorübergehender bei der Oeffnung der Kapsel war, und muss ich diese Frage einstweilen offen lassen.

2) Johow: l. c. Bd. 16. p. 444.

3) Sehr oft findet man gänzlich taube Samenkörner; ihre Grösse ist ganz die gleiche wie die der normal ausgebildeten.

Reste eines Zellkernes aufweisen. Trotzdem sieht man erst dann, wenn man die Testa unter dem Praeparierssystem entfernt hat, bei stärkerer Vergrösserung an dem etwas zugeschärften Ende des Endosperms [1]), d. i. also *an dem der Placenta zunächst gelegenen* ganz in demselben eingebettet, etwas gekrümmt gelagert einen wenigzelligen Embryo liegen. Derselbe besitzt eine ovale Gestalt und weist nur eine Gliederung in Embryokugel und Suspensor, der ein- oder zweizellig ist, auf. Durch das Vorhandensein des letzteren ist es wohl völlig erwiesen, das der Embryo nicht erst nachträglich die eben beschriebene Lage angenommen hat. Aus wieviel Zellen die Embryokugel selbst besteht, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, ich glaube aber nicht weit fehlzugehen, wenn ich höchstens die Zahl 14 angebe; es scheint mir auch bei diesem Saprophyten, wie es ja sonst der Fall zu sein pflegt, die Anzahl der Zellen, welche den Embryo bilden, inconstant zu sein. Meiner Meinung nach ist das übrigens belanglos; das Hauptgewicht lege ich blos darauf, dass derselbe kein vollkommen gegliederter ist. (T. XVII. Fig. 18.).

Bezüglich des Endosperms möchte ich erwähnen, dass die an die Testa anstossenden Wände ein stark verquollenes Aussehen besitzen, worauf ich noch später zu sprechen komme. Mit Rutheniumsesquichlorür [2]) färben sie sich schön roth und muss man daher die Gegenwart eines Pectinartigen Körpers annehmen. In demselben Gewebe fallen uns schliesslich als Inhaltskörper der einzelnen Zellen neben Aleuron, welches die Hauptmasse der Reservesubstanz bildet, grosse Krystalle des tesseralen oder rhombischen Systems auf, die, wie Reactionen ergaben, eiweissartiger Natur sind. Im Endosperme von Voyria hat Johow [3]) ebensolche beobachtet und scheinen derartige Bildungen

---

1) Um ganz sicher zu gehen, befreite ich das Endosperm unter dem Präpariermikroskope nicht vollkommen von der Testa, sondern entfernte dieselbe erst durch vorsichtiges Drücken auf das Deckglas, so dass ein Umkehren des Endosperms vollkommen ausgeschlossen war.

2) Mangin: Compt. rendu hebd. Séances de l'académie des sciences, Paris 1893. I. semestre. T. CXVI.

3) Johow: l. c. Bd. 16. p. 444.

bei nicht normal assimilierenden Pflanzen überhaupt ziemlich häufig vorzukommen.

Im reifen Samen ist insbesonders die Stelle, an der im Endosperme der Embryo liegt, bemerkenswert; wir müssen ja, wie schon gesagt, zumal infolge des vorhandenen Suspensor annehmen, dass in der Samenknospe, die uns regulär atrop erscheint, sich eine Umkehrung des ganzen Embryosackes um 180° vollzogen hat, oder anders ausgedrückt, der Embryosack in seiner Gesammtheit geradeso wie in einer anatropen Samenknospe orientiert erscheint, ohne dass die typische Krümmung des Funiculus eingetreten ist. Auf diese Verhältnisse komme ich noch zum Schlusse zu sprechen.

Soviel ich aus der Literatur ersehen, sind bis jetzt im Ganzen überhaupt nur 2 derartige Lagerungsverhältnisse des Embryosackes beobachtet worden. Das erste Mal von Hofmeister[1]) bei Balanophora und später von Johow[2]) bei der unserer Pflanze jedenfalls nahe verwandten Voyria. Es erschien mir daher wünschenswert, die Entwicklung der Samenknospen zu studieren.

An dem Aufbau derselben betheiligen sich höchstens 2 der zu äusserst gelegenen Zellschichten der Placenta, welche schon durch ihren gelblichen Inhalt sowie auch durch die grossen Zellkerne auffallen. Nebenbei sei bemerkt, dass der übrige Theil der Placenta mit Stärkekörnern, wie ich sie schon früher für die vegetativen Organe beschrieben, vollgepropft erscheint. Das jüngste Stadium eines ausgesprochenen Ovulum, das ich beobachtete, weist eine centrale Zelle von einer einzigen Zellschicht umgeben auf. Diese centrale Zelle theilt sich in 2 (T. XVII. Fig. 14), jede dieser wieder, so dass schliesslich ein axieler Zellfaden aus 4 Zellen zusammengesetzt, entsteht, ohne einstweilen eine weitere Umhüllung erfahren zu haben. (T. XVII. Fig. 15.) Die zu äusserst gelegene Zelle überragt bald die 3 anderen an Grösse und muss deshalb als das „Archespor" angesprochen werden. Die folgenden Theilungen desselben in 4

---

1) W. Hofmeister: Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. Leipzig 1859. p. 587 ff.

2) Johow: l. c. Bd. 16. p. 442 ff.

Zellen verlaufen ganz regelmässig, während welcher Zeit die Samenknospe durch peri — wie auch antikline Theilungen der Epidermis an Grösse zugenommen hat. Die Bildung eines Integumentes ist nicht zu beobachten, und muss daher die Samenknospe als eine nackte bezeichnet werden. Während sich weiters gewöhnlich die unterste [1]), d. i. die vom Scheitel der Samenknospe am weitesten entfernt gelegene Zelle (durch Viertheilung aus dem Archespor entstanden) zum Embryosack entwickelt, sieht man hier die zunächst unter dem Scheitel des Samenknospe liegende Zelle an Umfang zunehmen (gewöhnlich besitzt sie anfänglich eine 6 seitige Gestalt) und zum Embryosacke werden (T. XVII. Fig. 16.). Hiebei werden die umliegenden Zellen zerdrückt, desorganisiert, und das Material derselben jedentalls auch zur Bildung des Endosperms verwendet, da, wie schon gesagt, die zu äusserst gelegenen Membranen desselben nicht nur durch ihre Dicke sondern auch durch ihr gequollenes Aussehen auffallen. An der Bildung der Samenschale ist einzig und allein die äusserste Zellschicht der Samenknospe betheiligt.

Was den Eiapparat anlangt, so scheint derselbe im Embryosacke regulär ausgebildet zu sein. Die Befruchtung der Eizelle konnte ich leider nicht beobachten und müssen erst neuere Untersuchungen uns über diesen Act belehren, wie auch die vollständige Entwicklung des Embryo darlegen. Ich konnte nur constatieren, dass das Endosperm sehr frühzeitig angelegt wird, und die erste Theilung der befruchteten Eizelle nach dem gewöhnlichen Schema, d. i. durch eine Querwand, erfolgt.

Bei der Entwicklung einer Samenknospe ist uns zunächst aufgefallen, dass hier die Ausbildung eines Integumentes unterblieben ist; sodann, dass sich nicht die unterste der Archespor-Tochterzellen, wie es gewöhnlich der Fall ist, zum Embryosacke entwickelte, sondern die oberste. Gleiche Verhältnisse hat Johow [2]) bei der Voyria beobachtet.

Wiewol, wie schon gesagt, sich gewöhnlich die unterste der

---

1) cf. Göbel: Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenk's Handbuch der Botanik. III. Bd. 1. Hälfte p. 407.

2) Johow: l. c. Bd. 20. p. 520.

Archespor-Tochterzellen zum Embryosacke entwickelt oder auch überhaupt eine jede derselben, ganz unabhängig von ihrer Lagerung, dazu befähigt ist, so ist doch noch zu überlegen, ob nicht eine Correlation bezüglich der Lagerung des Geschlechtsapparates im Embryosacke und der Archespor-Tochterzelle, aus der der Embryosack hervorgeht, besteht. Freilich wissen wir dann noch immer nicht die letzte Ursache der anormalen Lagerung der Eizelle im Embryosacke. Dass die Schwerkraft [1]), an die wol zunächst zu denken ist, hiebei im Spiele sein sollte, erscheint mir gänzlich ausgeschlossen.

Vielleicht könnten auch zur Deutung der hier bestehenden Verhältnisse die kürzlich publicierten Beobachtungen Westermaiers [2]) herangezogen werden. Derselbe hat darauf aufmerksam gemacht, dass zwischen der Ana- und Orthotropie der Samenknospen ein wesentlicher und nicht, wie bisher immer angenommen wurde, ein nur gradueller Unterschied besteht.

Zusammenfassung der hauptsächlichsten Resultate [3]).

1. Durch im botanischen Garten zu Buitenzorg gemachte Beobachtungen wurde der Beweis erbracht, dass die Gentianacee Cotylanthera tenuis Bl. ein Saprophyt ist und kein Parasit, wie bisher angenommen wurde. Das Pflänzchen erscheint, soweit es sich mit dem freien Auge beurtheilen lässt, vollkommen chlorophylllos.

2. Die Wurzeln der Cotylanthera tenuis sind, abgesehen davon, ob sie als adventive Bildungen eines Rhizoms oder als Nebenwurzeln einer im ausgewachsenen Zustande der Pflanze nahezu gänzlich zu Grunde gegangenen Hauptwurzel anzusprechen sind, als endotrophe Mycorhizen ausgebildet.

---

1) B. Schmid: Ueber die Lage des Phanerogamen-Embryo. Bot. Centralblatt Bd. 58. 1894.

2) Westermaier: Zur Physiologie und Morphologie der Augiospermen-Samenknospe. Fünfstücks' Beiträge zur wiss. Botanik. Bd I. 1896.

3) Eine ähnliche Zusammenstellung der wichtigsten Resultate dieser Arbeit gab ich bereits in den Berichten der deutschen bot. Gesellschaft, cf. W. Figdor: Beitrag zur Kenntniss tropischer Saprophyten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XIII. Heft 7. Jahrgang 1895.

3. Die zu Schuppen reducierten Blätter befinden sich in gekreuzt gegenständiger Stellung an dem Caulome. An diesem sowie auch auf der Unterseite der Corollenblätter wurde das Vorkommen von Spaltöffnungen constatiert.

4. In dem Caulome verlaufen, wie es auch für andere Gentianaceen bereits nachgewiesen wurde, bicollateral gebaute Bündel.

5. Das Caulom schliesst immer mit einer terminalen Blüte ab. Rein vegetative Sprosse wurden niemals beobachtet. Selten entsteht durch Ausbildung von Seitensprossen in den Achseln der schuppenartigen Blätter ein einfacher, cymöser Blütenstand.

6. In jeder jungen Anthere sind 4 loculi ausgebildet. Zunächst verschmelzen die 2 in einer Antherenhälfte befindlichen miteinander und tritt sodann bei der Reife der Pollenkörner wahrscheinlich infolge ungleichseitigen Wachsthums der Antherenwandungen die Öffnung der Anthere mittelst eines einzigen, apicalen Porus ein. Die Ausbildung der sogenannten fibrösen Schicht in der Antherenwandung ist unterblieben.

7. Die nackten Samenknospen (ein Integument ist nicht ausgebildet) sind als orthotrope anzusprechen. Bei genauerer Betrachtung bemerkt man jedoch, dass in der Samenknospe der Embryosack invers gelagert ist, d. h., dass die Eizelle gegen die Seite der Placenta hin zu liegen kommt.

8. Der Same ist selbst im reifen Zustande von unendlich kleiner Gestalt. Der Embryo, von einem Endosperme gänzlich umgeben, besteht aus wenigen Zellen, die nur eine Differenzierung in Embryokugel und Suspensor aufweisen.

9. Die Vermehrung der Cotylanthera tenuis Bl. kann sowol auf generativem wie auch auf rein vegetativem Wege erfolgen.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Dr. Melchior Treub, Director des botanischen Garten in Buitenzorg, auch hier nochmals für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im dortigen Laboratorium und für die Fürsorge, die mir während meines Aufenthaltes in Holländisch-Indien seinerseits stets zu Theil wurde, meinen aufrichtigsten, verbindlichsten Dank zu sagen.

TAFELERKLÄRUNG.

Tafel XVI und XVII.

Fig. 1. Cotylanthera tenuis; Habitusbild. Nach der Natur von dem Javanen Kromo Hardjo gezeichnet. $^1/_1$.

Fig. 2. Querschnitt durch den unverpilzten Theil einer Wurzel. Vergr. 372.

Fig. 3. Querschnitt durch einige von Pilzen befallene Rindenparenchymzellen der Wurzel. Vergr. 372.

Fig. 4. Querschnitt durch den Stengel. Vergr. 94.

Fig. 5. Spaltöffnungsapparat am Stengel. a, b die Schliesszellen. Verg. 372.

Fig. 6. Spaltöffnungsapparat auf der Unterseite eines Corollenblattes a u. b die Schliesszellen. Vergr. 372.

Fig. 7. Aufgeschnittener Kelch $^1/_1$.

Fig. 8. Aufgeschnittene Corolle $^1/_1$.

Fig. 9. Reife Anthere. Vergr. 31. Die Hörnchen a u. b liegen auf der Innenseite der Anthere.

Fig. 10. Anthere in unreifem Zustande. Vergr. 31.

Fig. 11. Reife Pollenkörner. Vergr. 372.

Fig. 12. Querschnitt durch den Fruchtknoten einer im Abblühen begriffenen Pflanze; *a* die Placenta; *b* Fruchtknotenwand. Vg. 31.

Fig. 13. Nahezu reife Samenknospe an der Placenta angeheftet. Die schraffirte Partie bezeichnet das Endosperm. Vergr. 94.

Fig. 14. Entwicklung der Samenknospe. Vergr. 372.

Fig. 15. Entwicklung der Samenknospe. Vergr. 372.

Fig. 16. Entwicklung der Samenknospe e der junge Embryosack. Vergr. 372.

Fig. 17. Testa des reifen Samen. Vergr. 125.

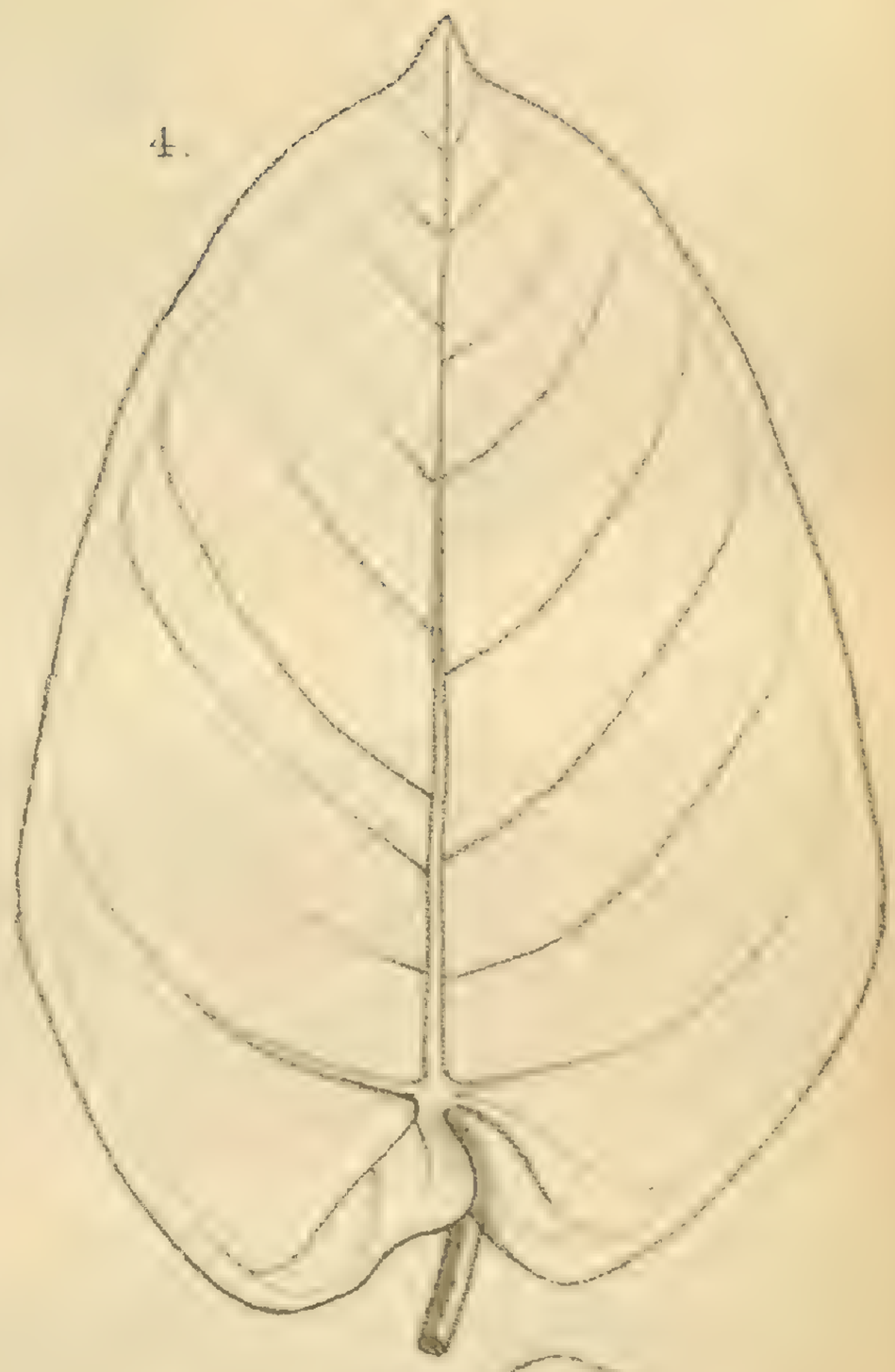
Fig. 18. Der untere Theil eines Endosperms mit dem Embryo. Vergr. 372.

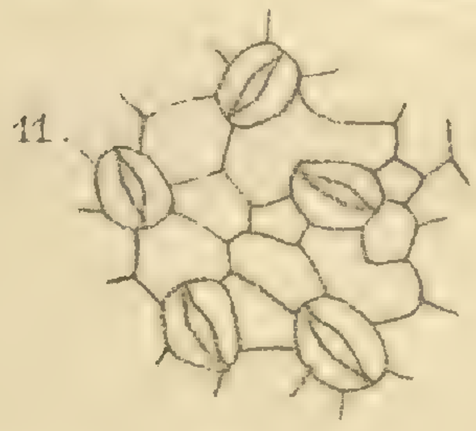
Fig. 19. Junger Keimling. $^1/_1$.

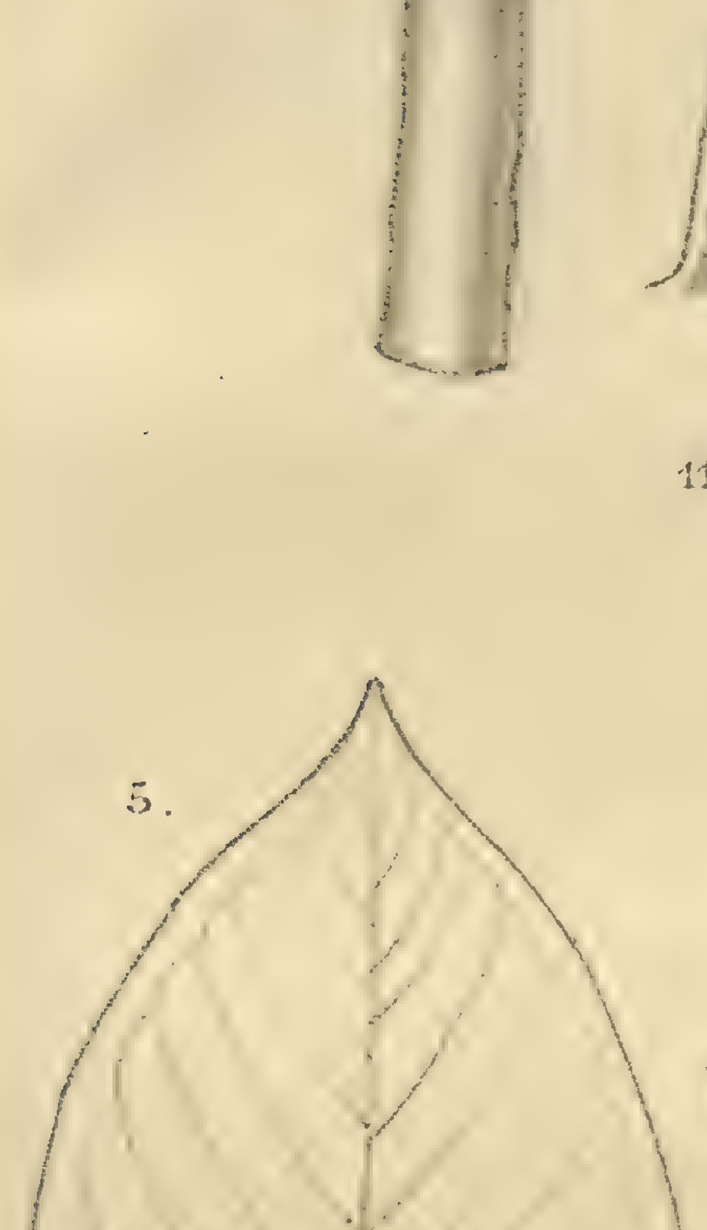
Die Abbildungen wurden mit Hilfe eines Abbe'schen Zeichenapparates angefertigt.

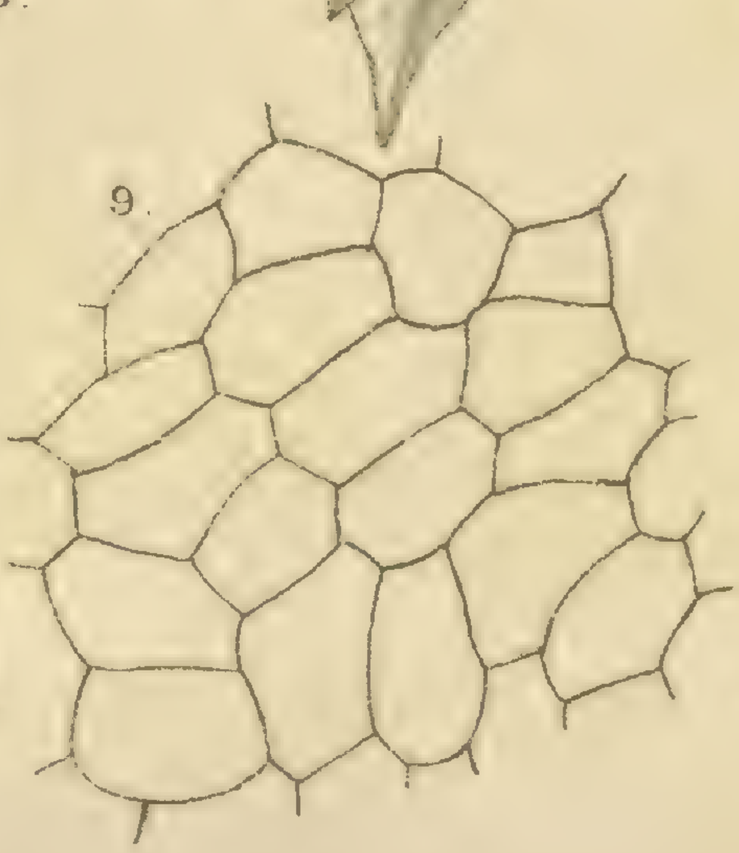
Fig. 1.

F. Went del. F.W.M. Trap impr





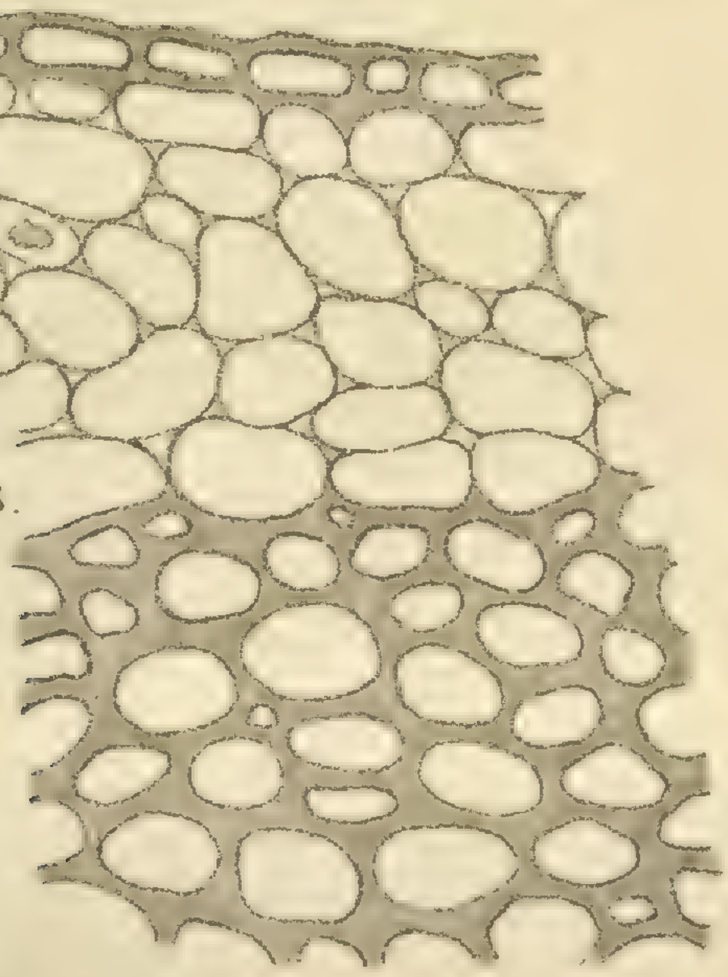




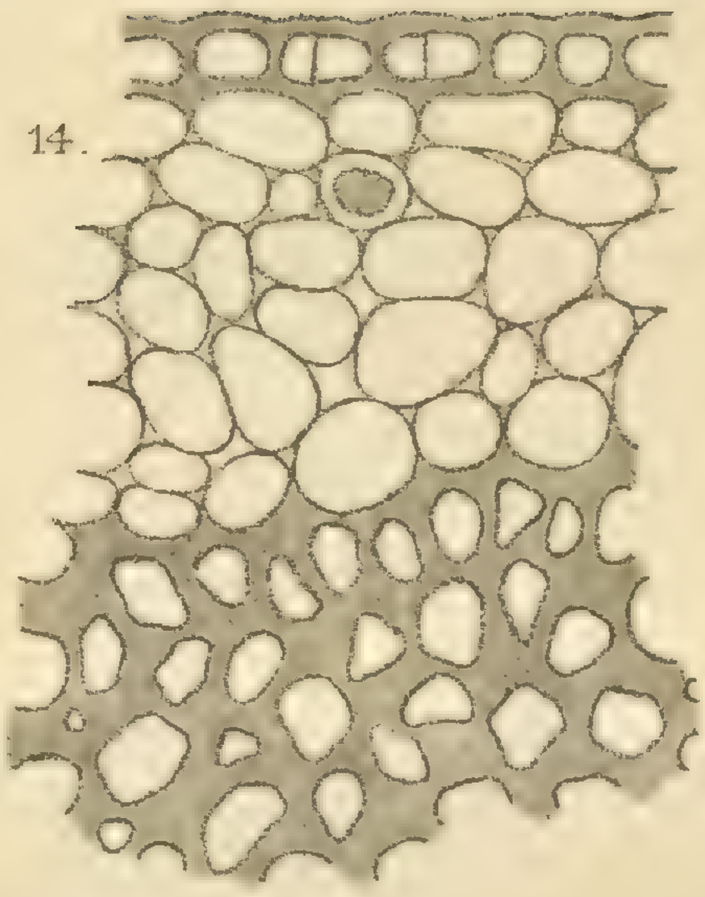
F Went del.

F W M Trap impr.

13.

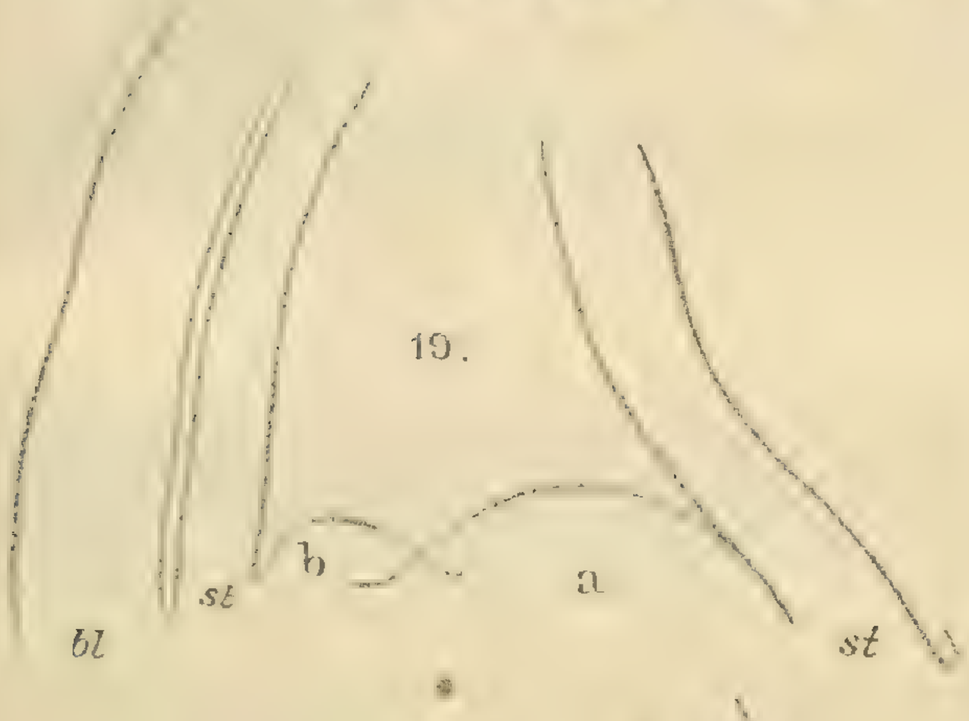


14.

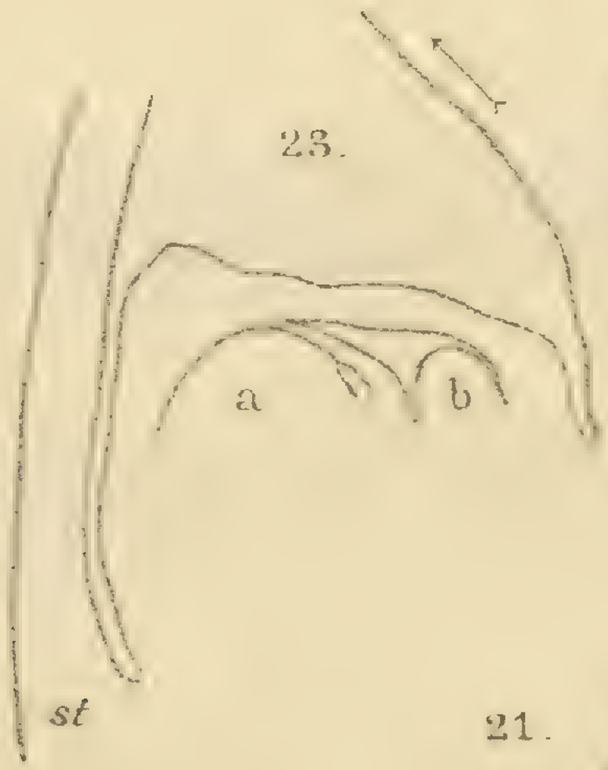


15.

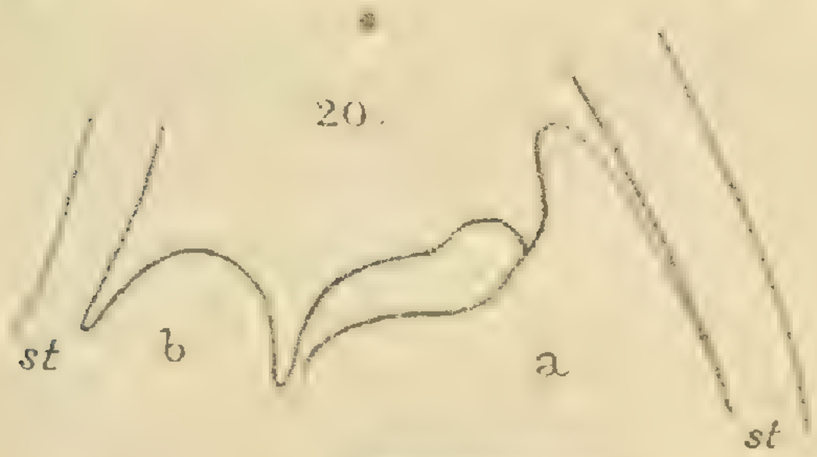
19.



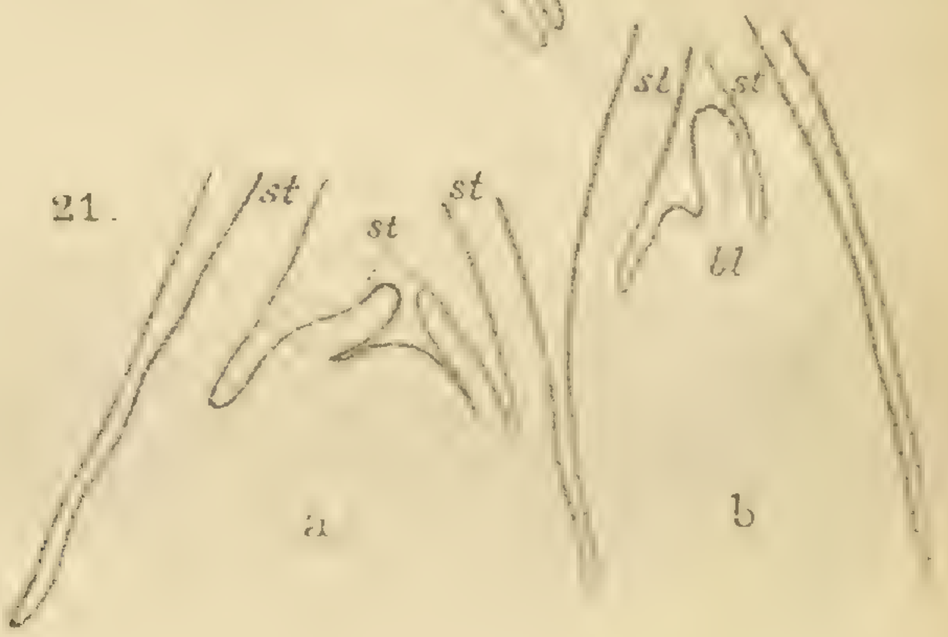
23.



20.

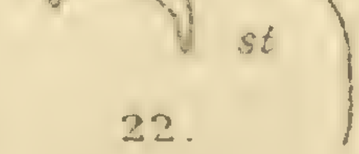


21.

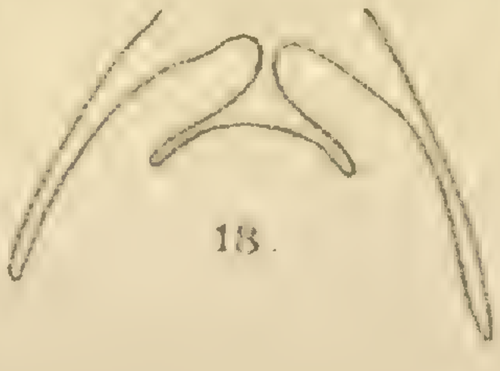


16

22.



18.

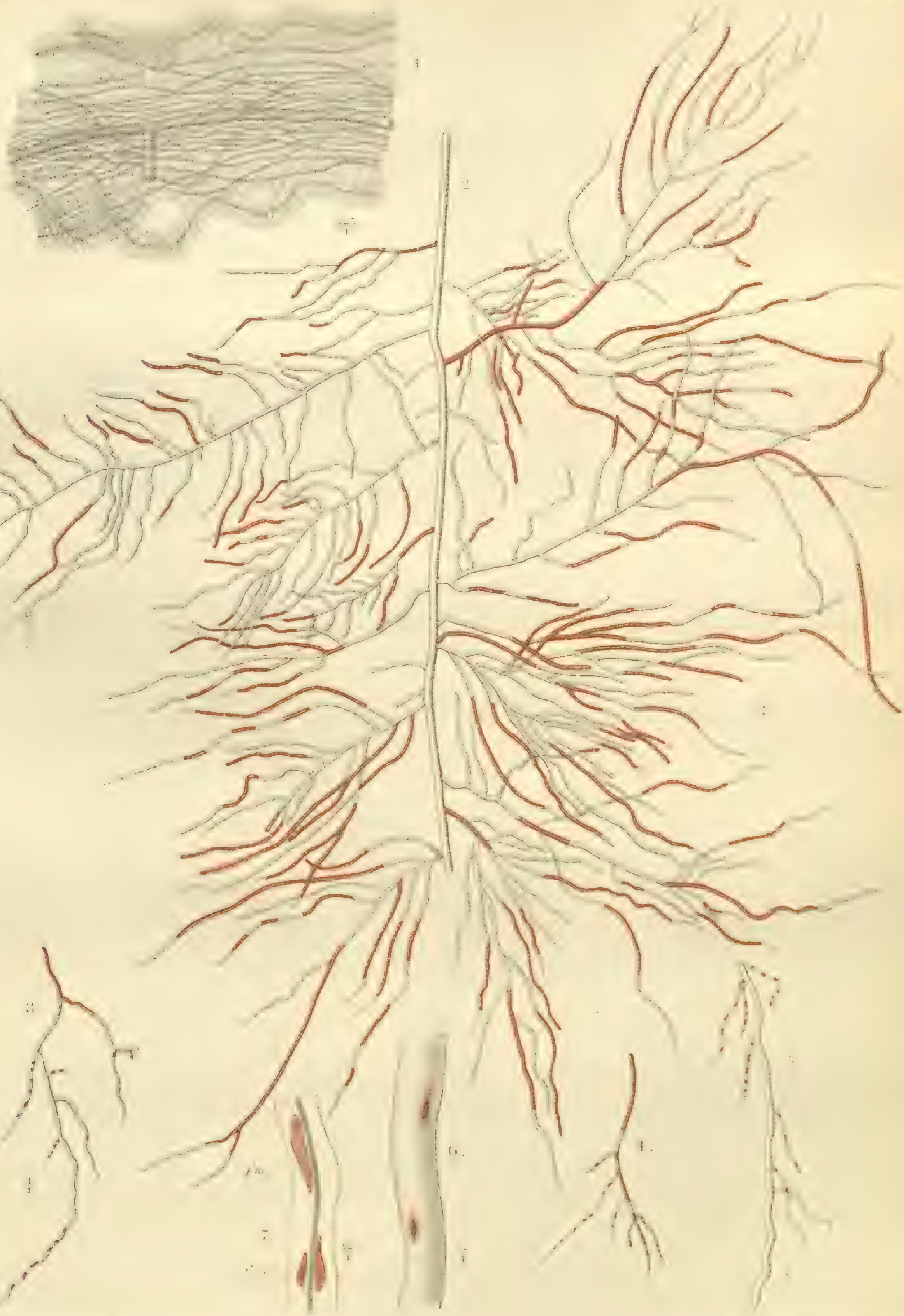


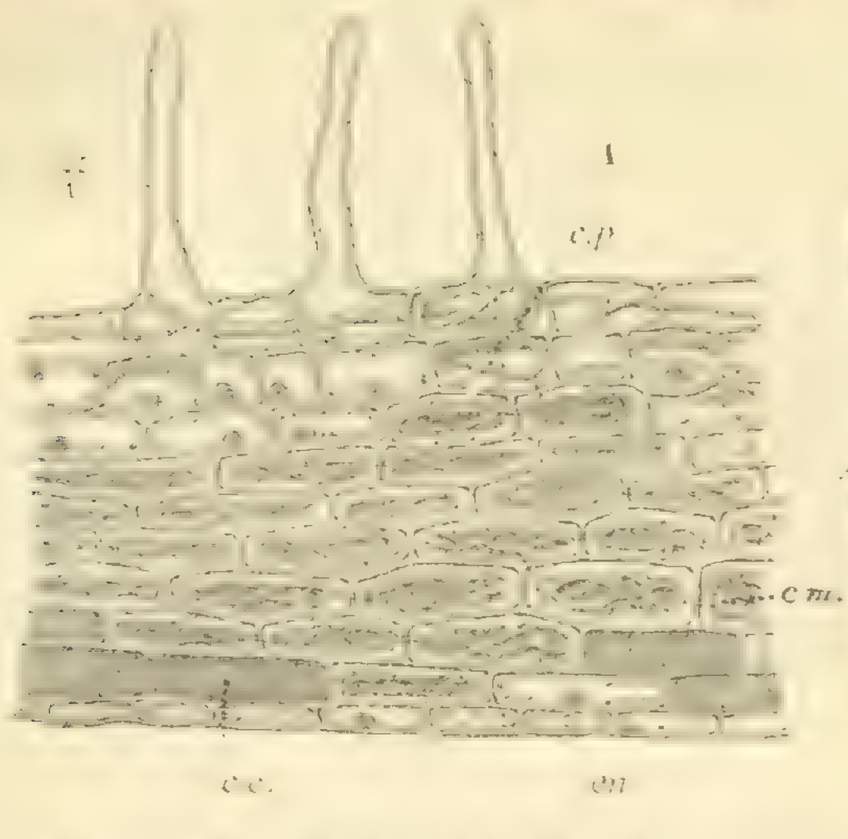
17 a.

17 b.

F. Went del
P.W.M. Trap impr.

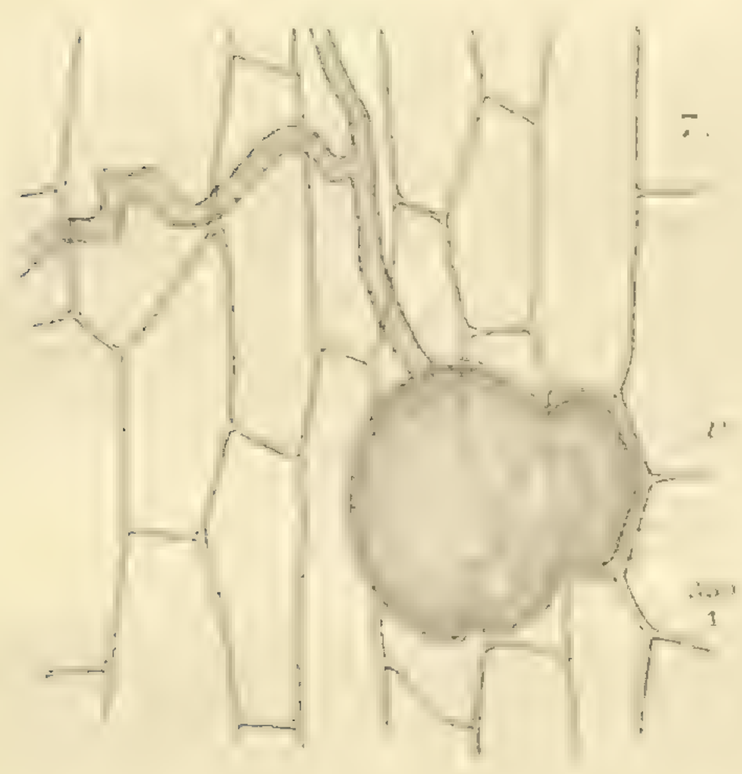
Paphiopedilum amabile Hallier f.



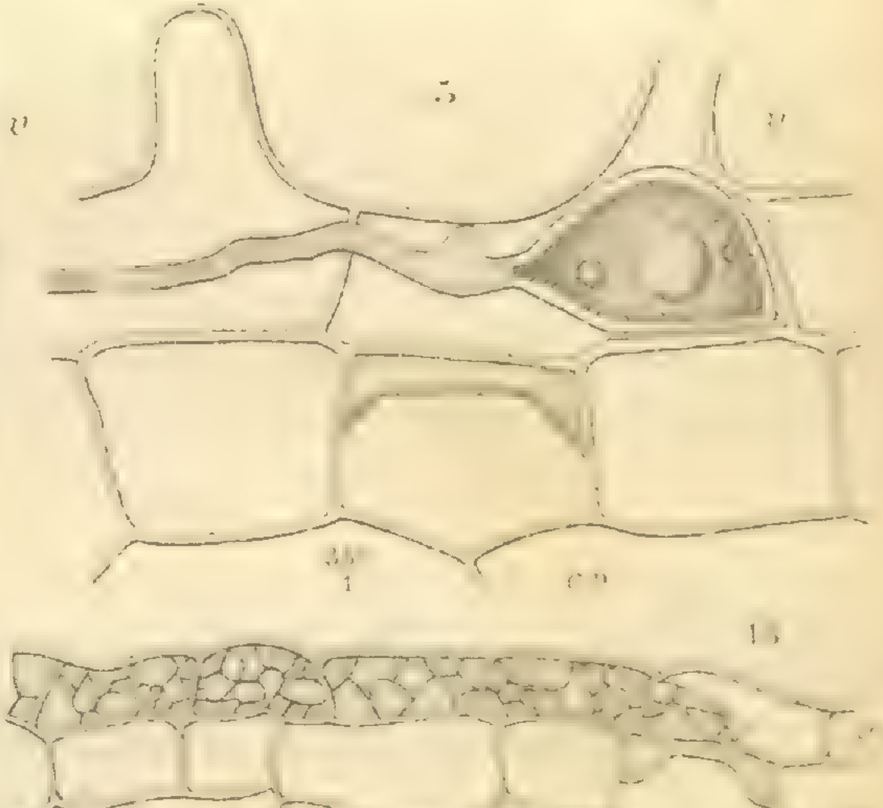

1
c.p
c.m.
c.c.
c.l

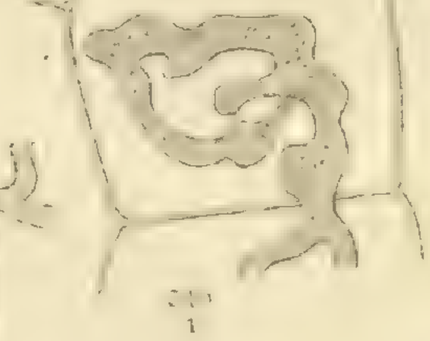
x
2.
a
350
1

3
c.l
4.
c.c


7.
p
350
1

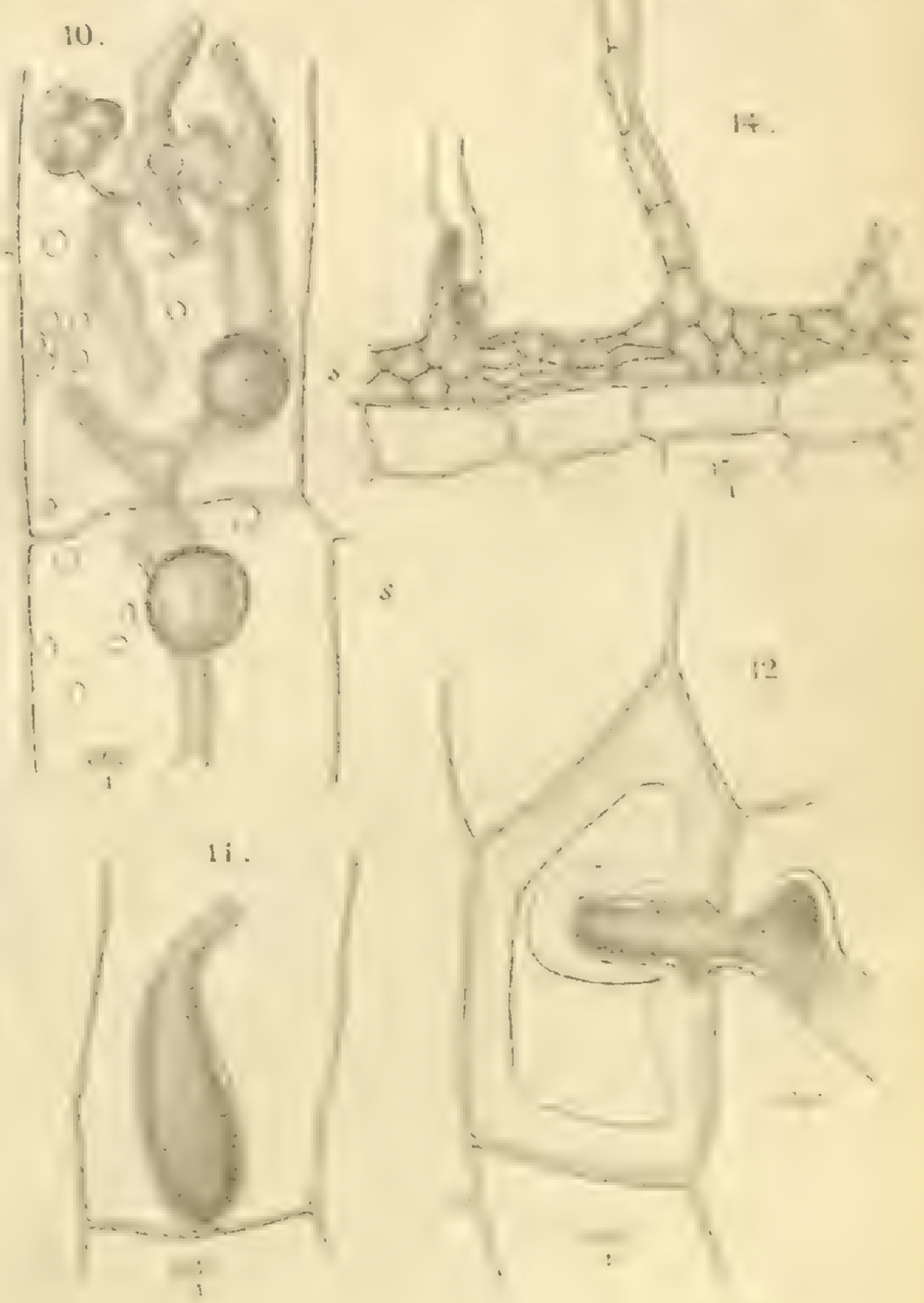
6.
p
270
1

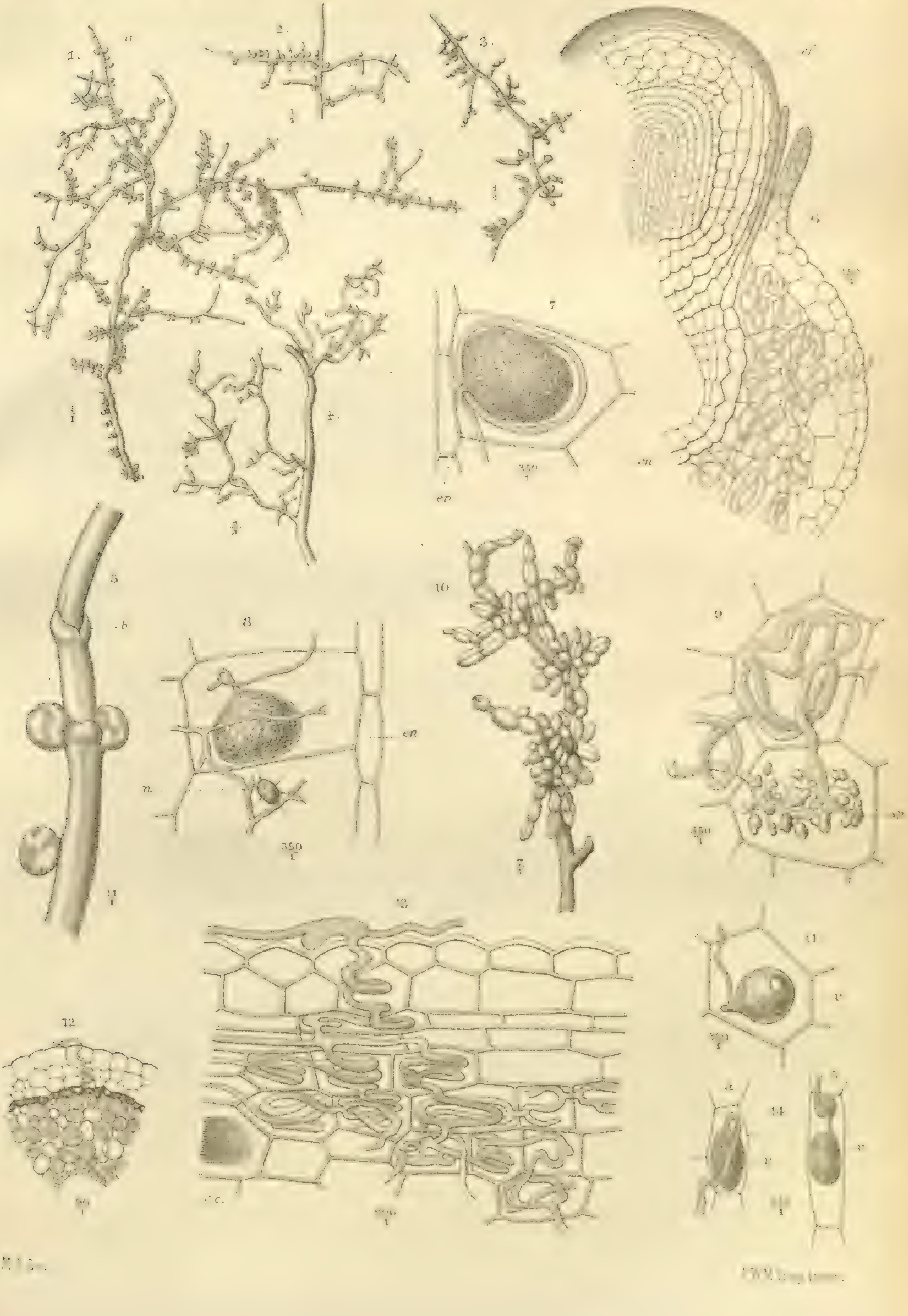

5
p
35
1
c.m


9.
sp
1

13
c.l
p

p
8.
sp
1
13.
a
1


10.
s
1
14.
s
1
12
11.
1



1. ♂. $\frac{20}{1}$

2. $\frac{35}{1}$

3. $\frac{35}{1}$

4. ♂. $\frac{35}{1}$

5. ♂. $\frac{35}{1}$

6. $\frac{35}{1}$

7. $\frac{35}{1}$

8. ♂. $\frac{35}{1}$

9. $\frac{35}{1}$

10. $\frac{35}{1}$

11. $\frac{35}{1}$

12. ♂. $\frac{30}{1}$

13. $\frac{20}{1}$

14. ♂. $\frac{50}{1}$

15. $\frac{170}{1}$

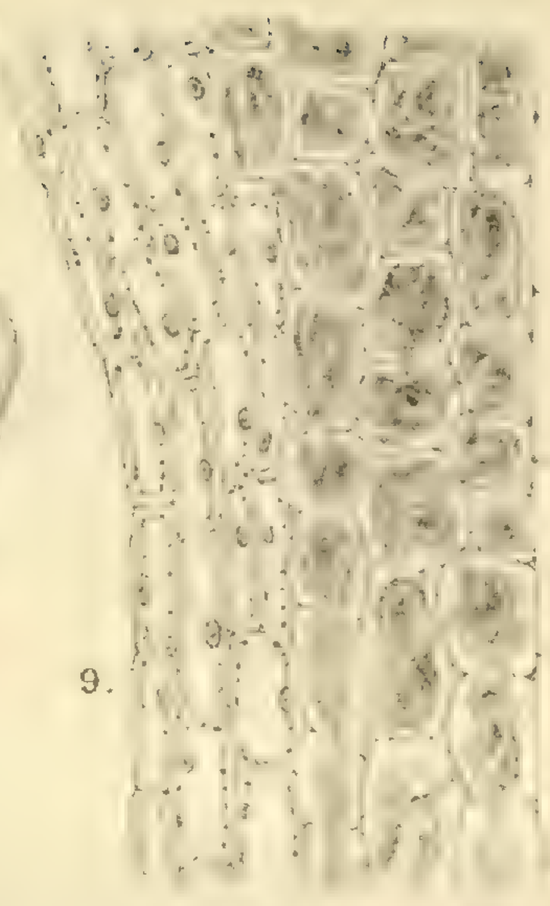
16. $\frac{705}{1}$

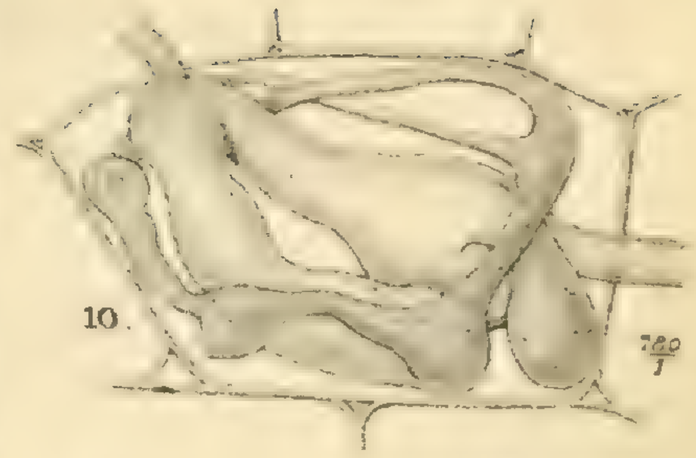
17. ♂. $\frac{20}{1}$

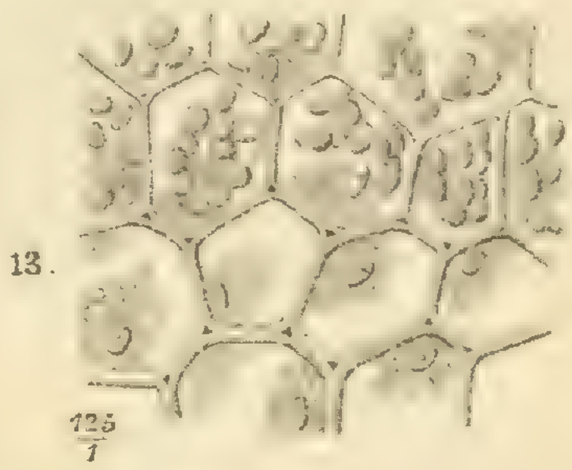
J.M.J. del.

P.W.M. Trap impr.

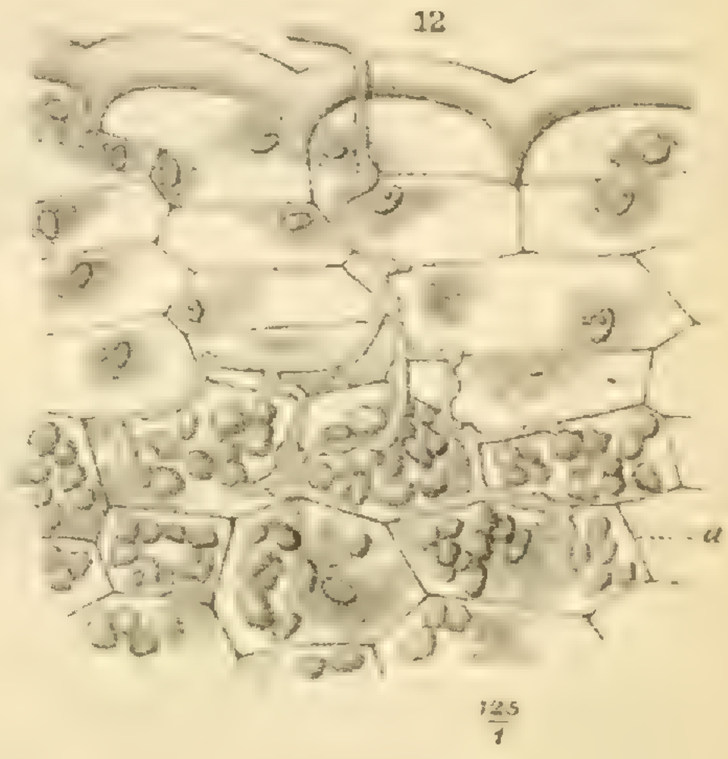
t.i.
4.
2.
1.
1/1
2/1
3.
2/1
5.


9.
175/1

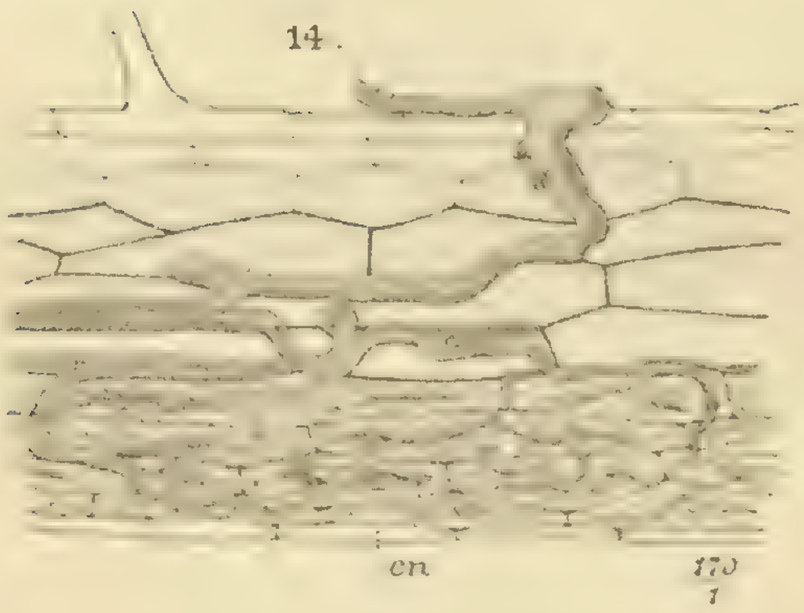

10.
7.
8.
1/1
1/1


13.
125/1

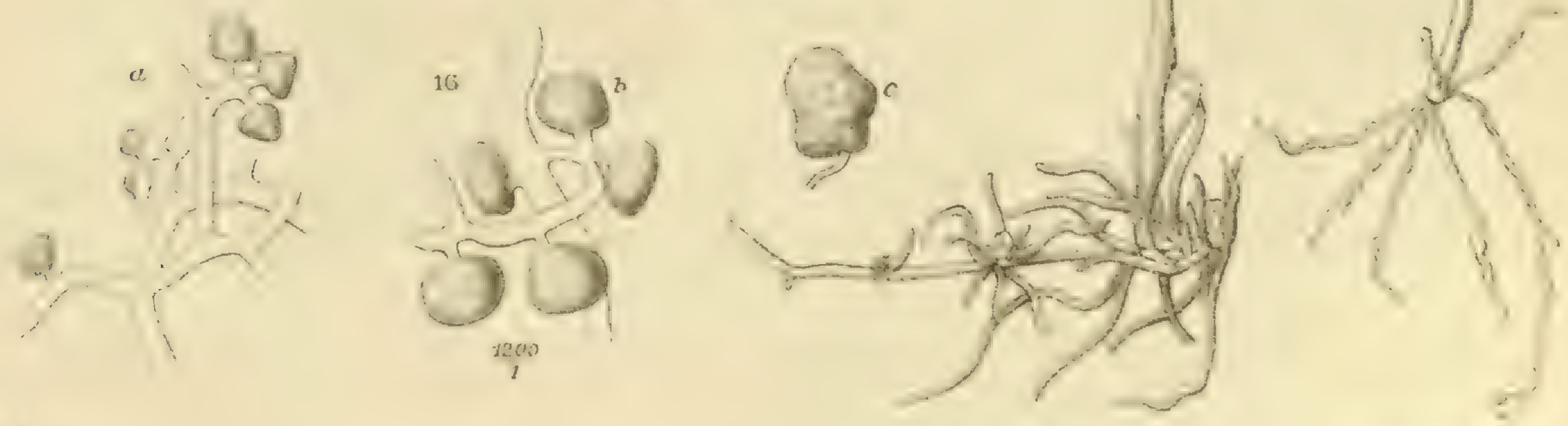
t.i.
11.
6/1


12
a
125/1

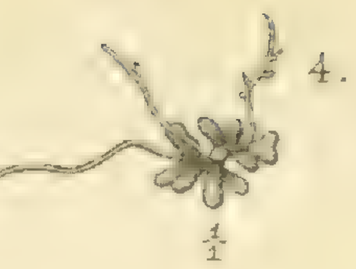
15.
125/1

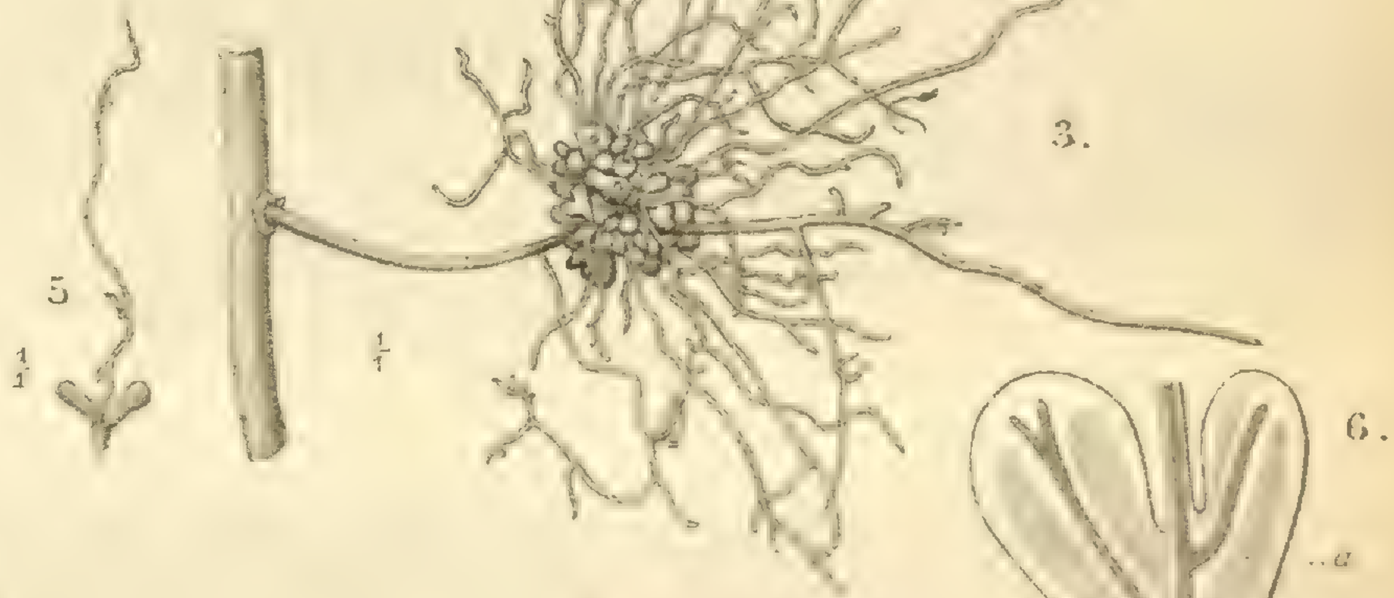

14.
cn
170/1

17.
1/1
6.
1/1

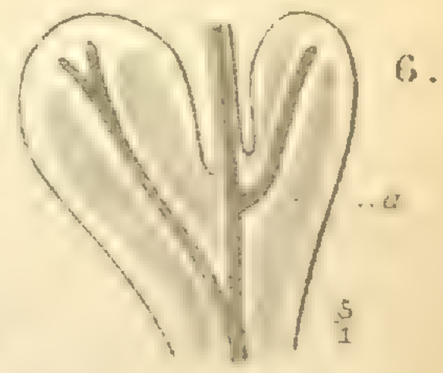

a
16
b
c
1200/1

2.


4.

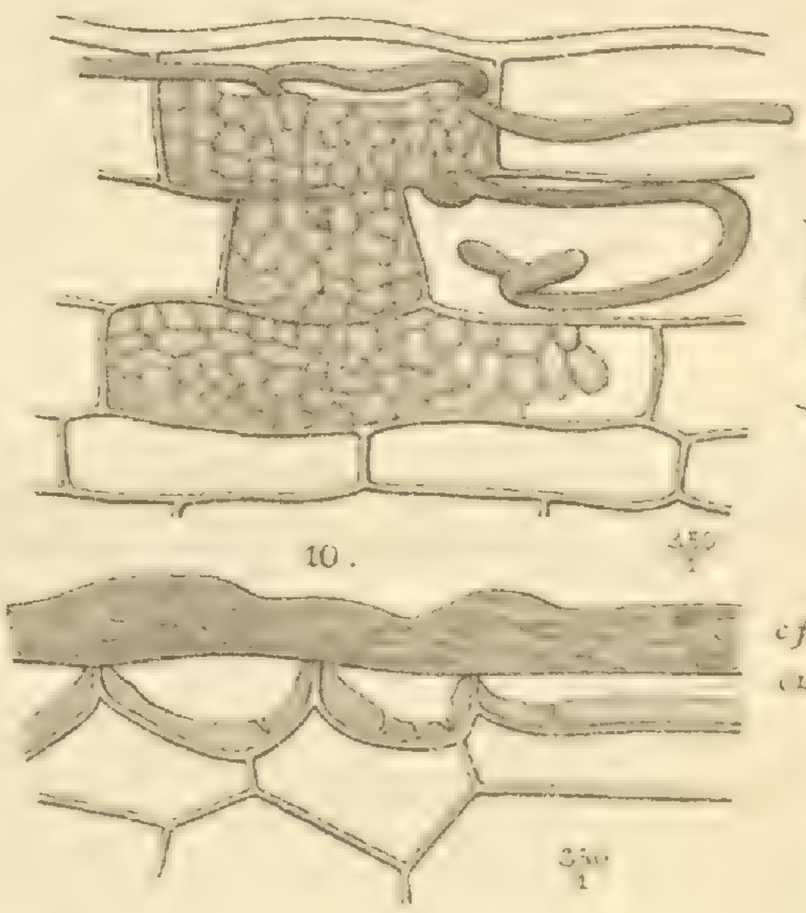

3.

5

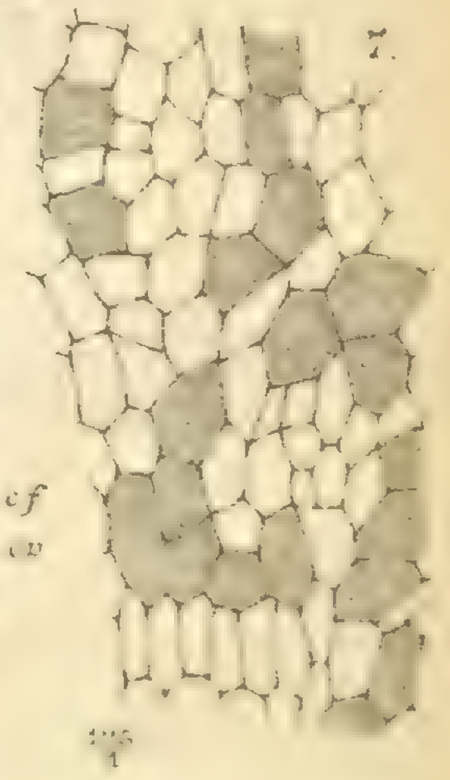

6.

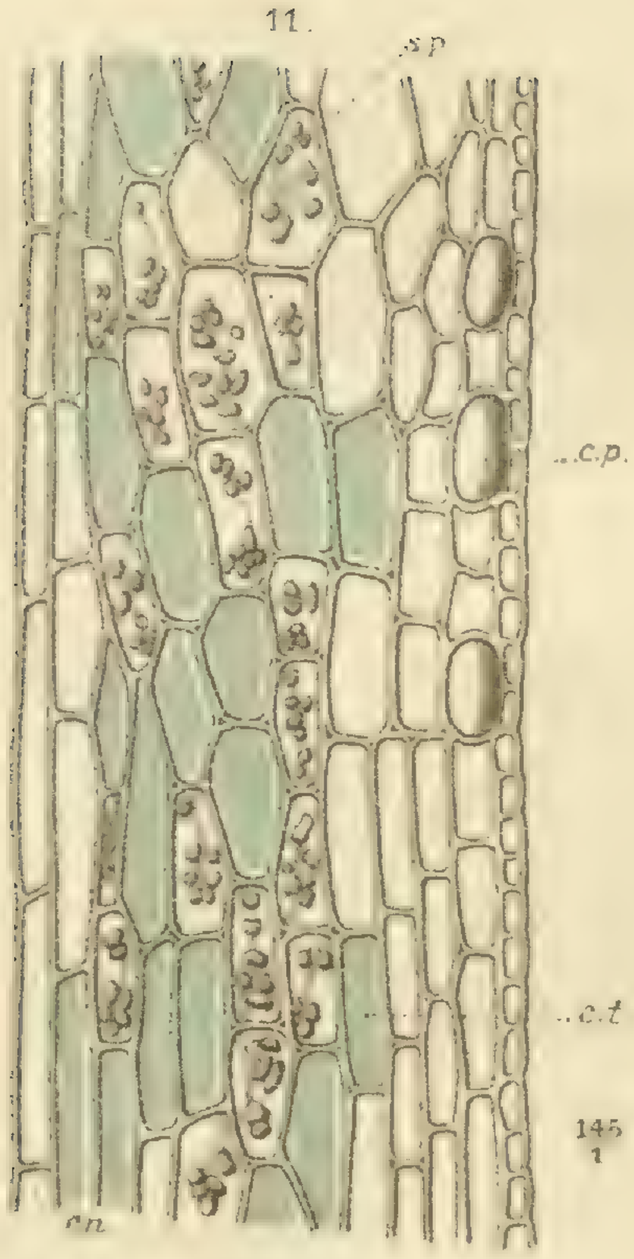
9.

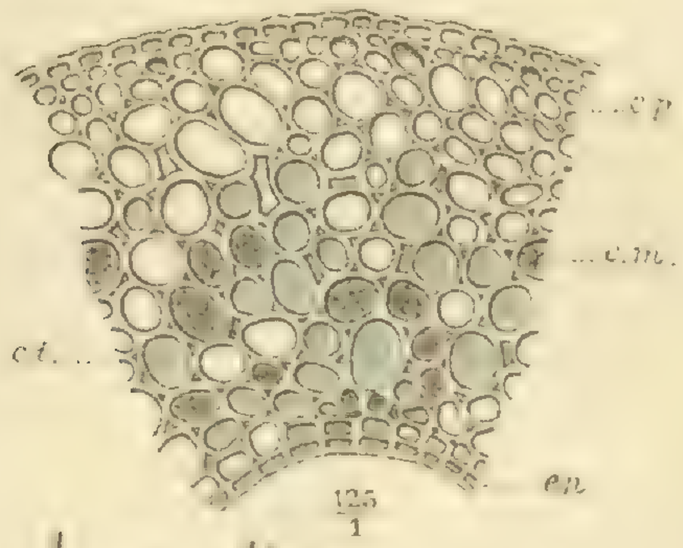
1.

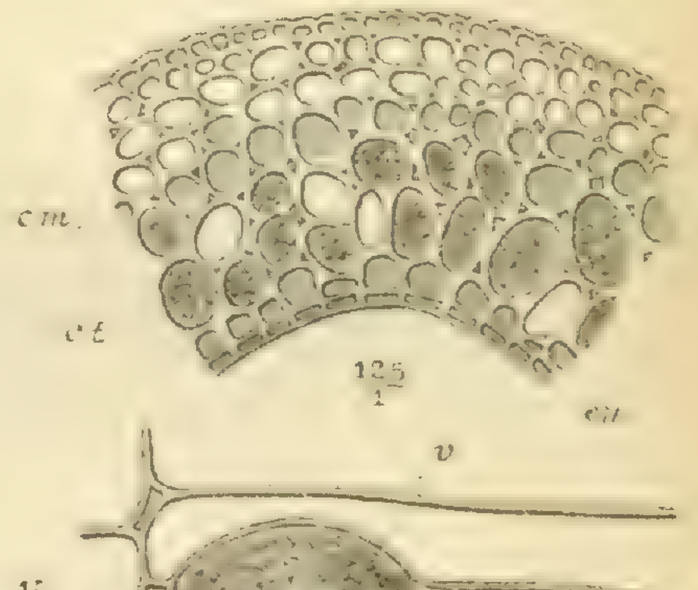

8.

10.

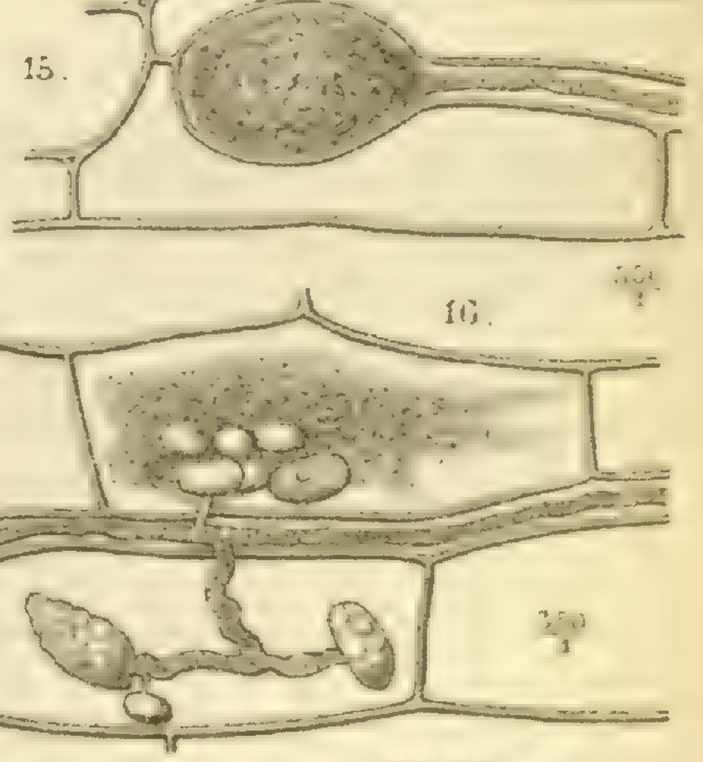

7.


11.


12.


14.

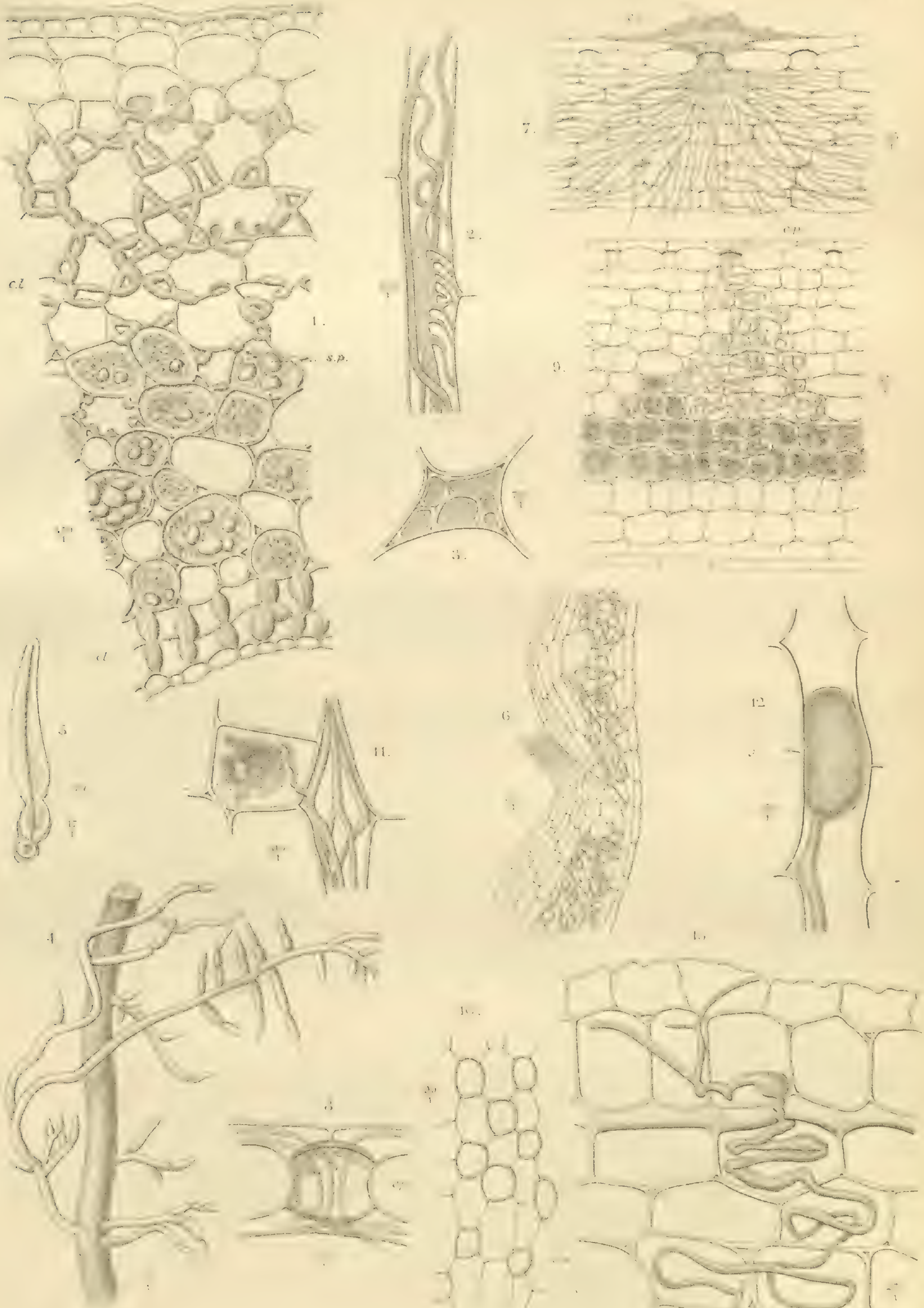
13


15.

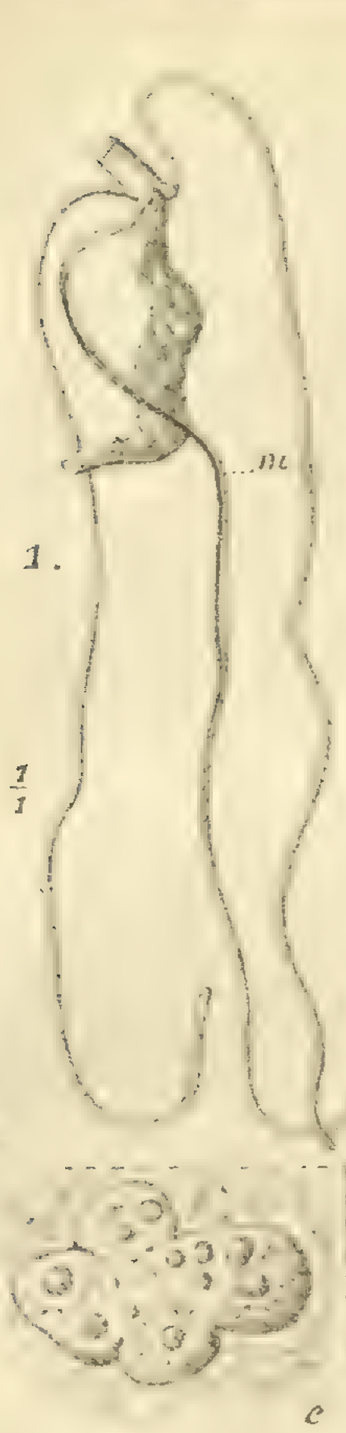
16.

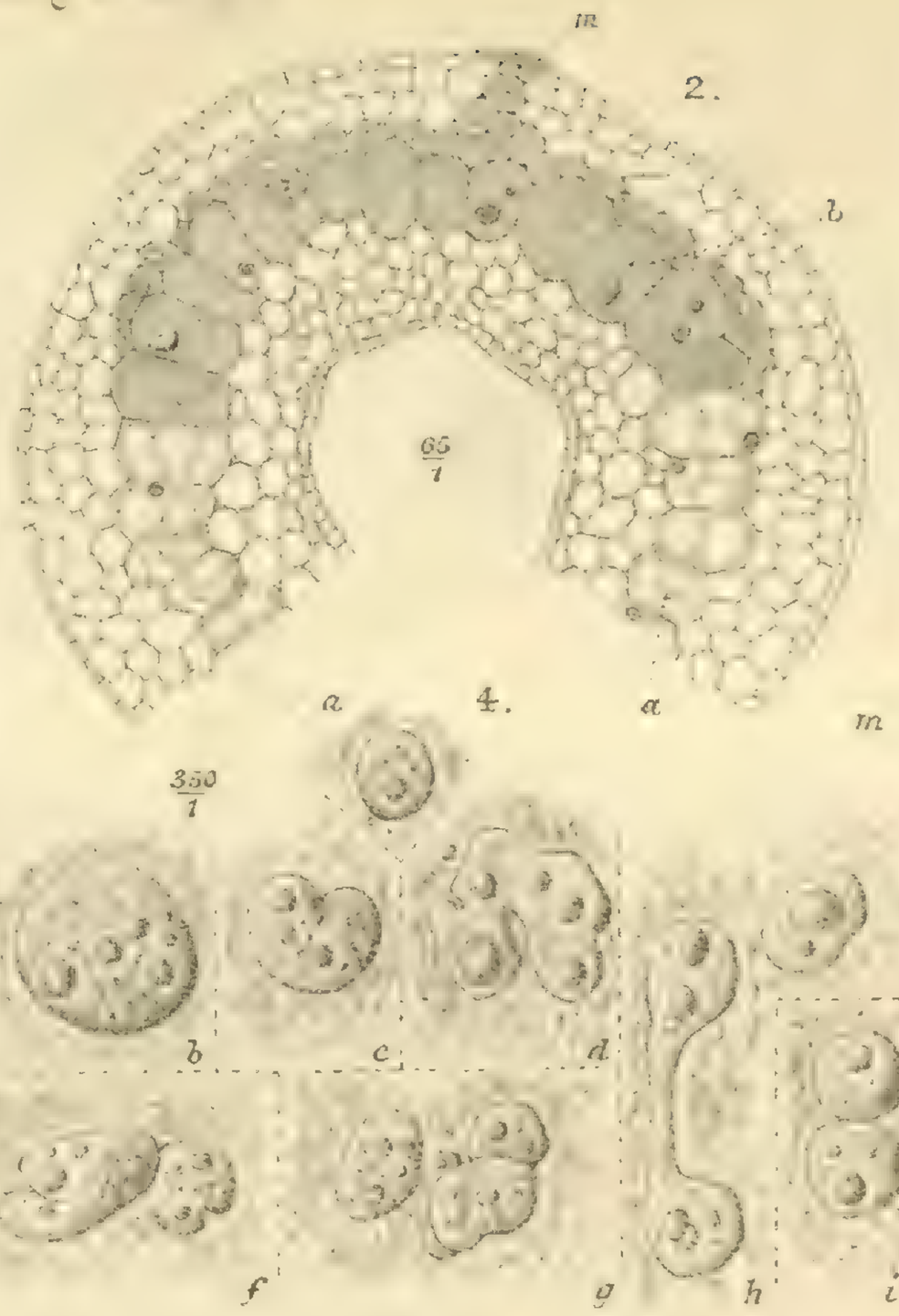
Mas Kromohardjo del

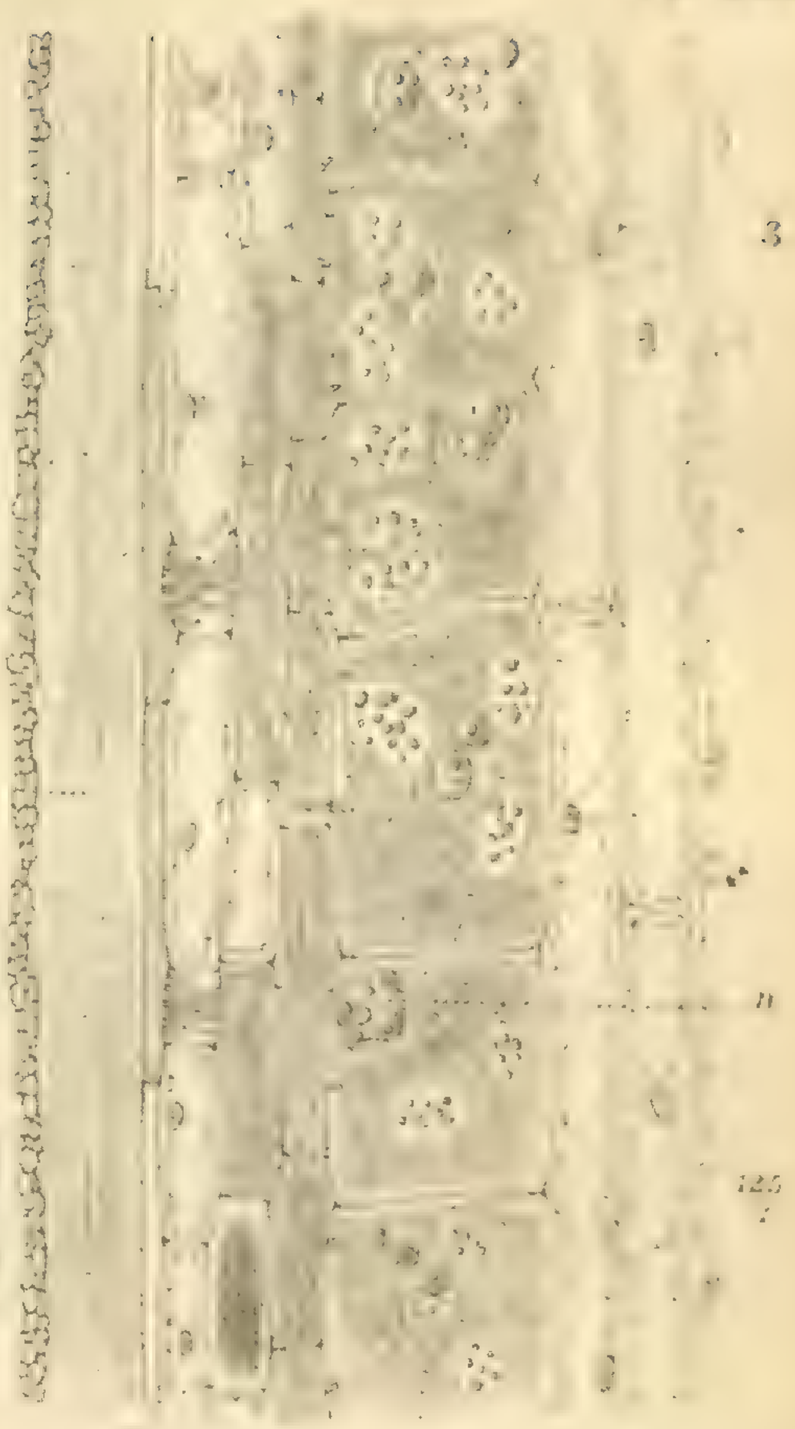
PWM Trap impr

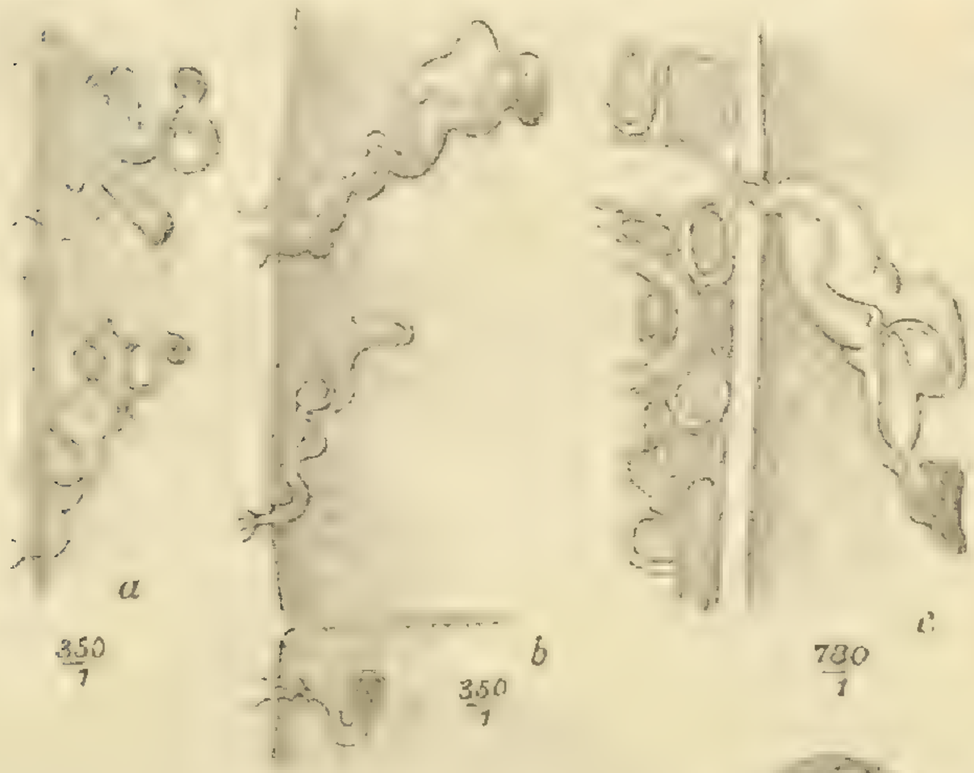

1.
c.l.
s.p.
2.
3.
7.
9.
5
11.
6
12
4
8
10.

Mac Kormobardjo del. [illegible] imp.


m
1.
1/1


m
2.
b
65/1
a
4.
a
m
350/1
b
c
d
e
f
g
h
i

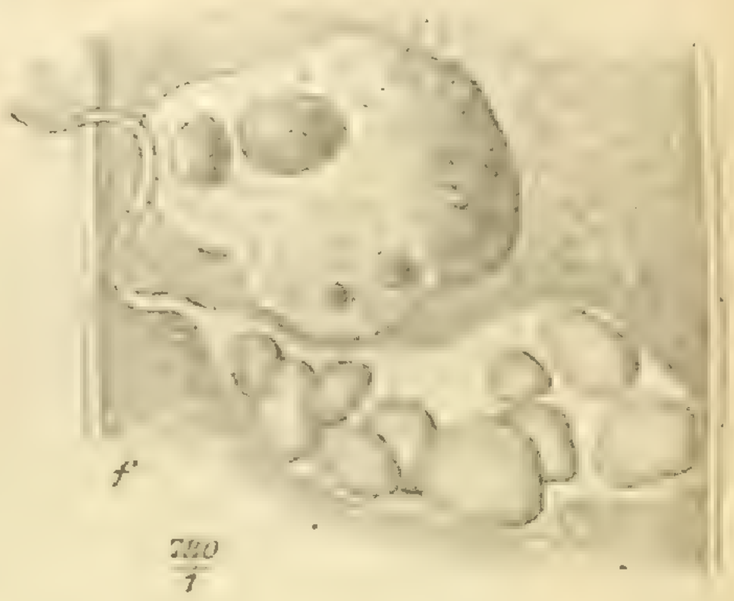

3
n
125/1
ep
ex
a


a
350/1
b
350/1

c
780/1

5.

d
780/1
e
780/1


f
780/1

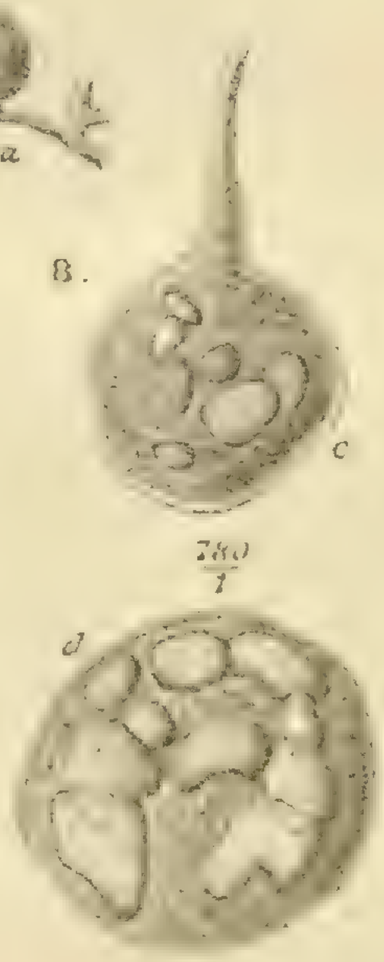
b

a

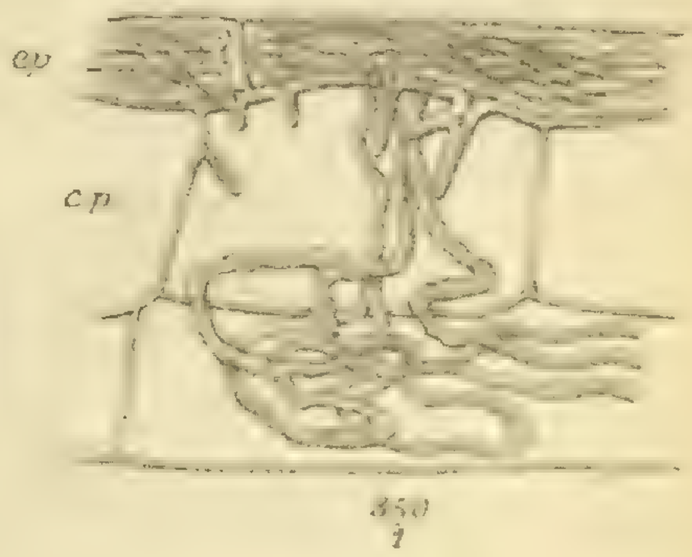
7.

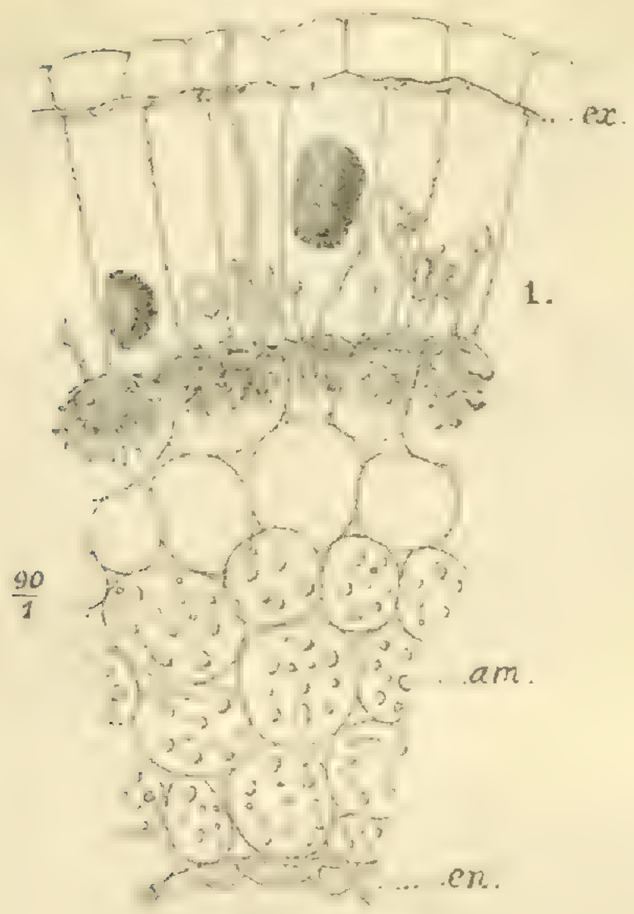
125/1

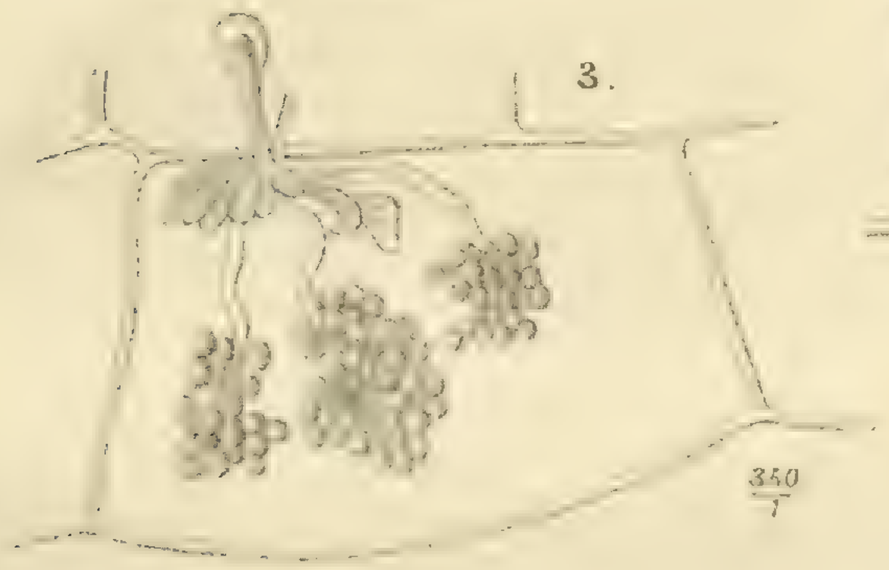
8.

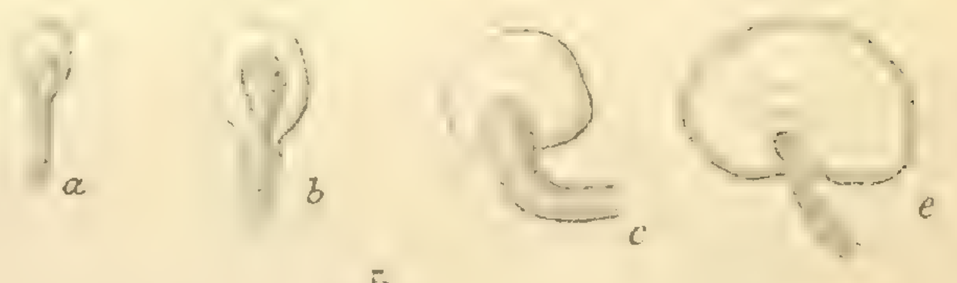

c
780/1
d

6.

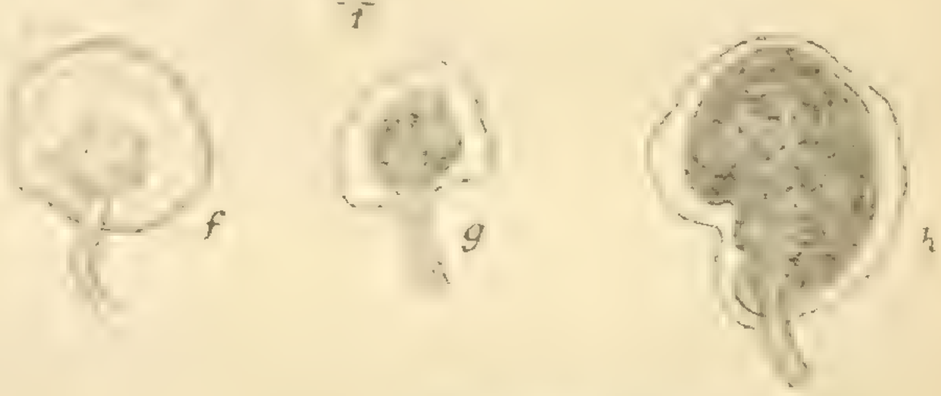

ep
cp
850/1



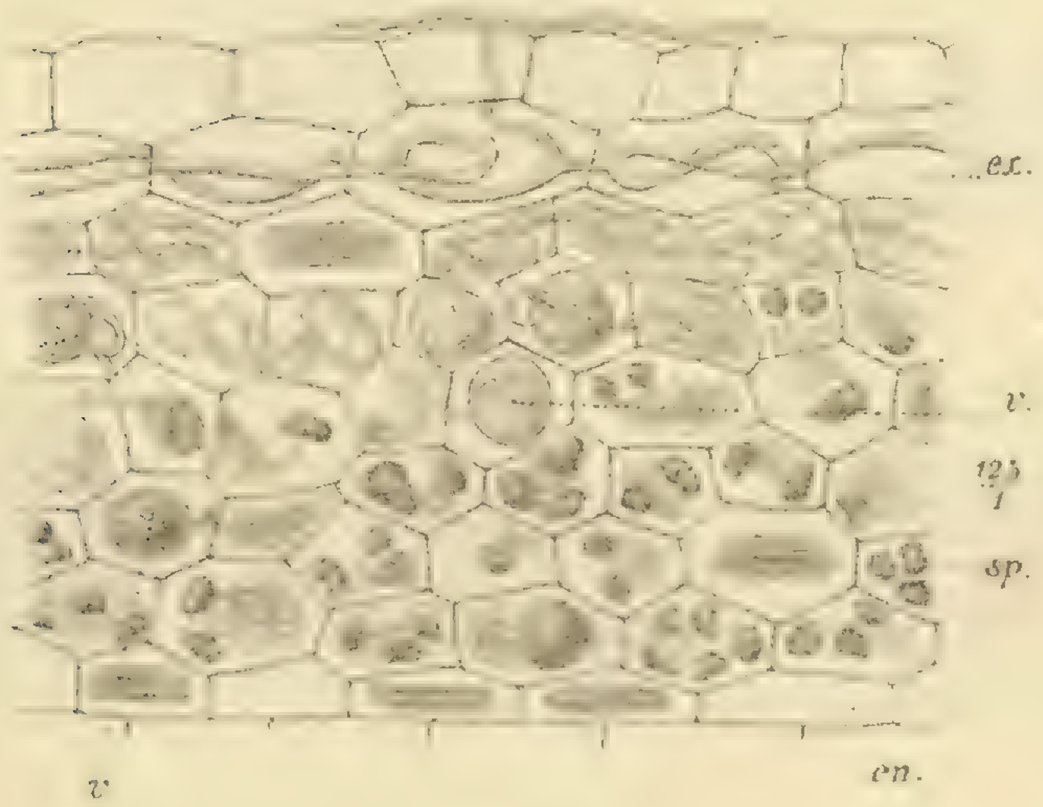




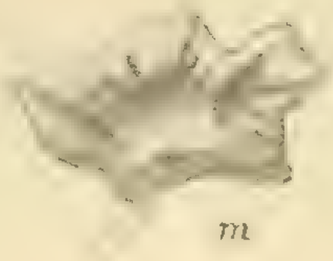
5.
350/1

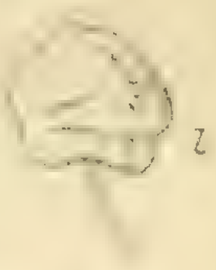


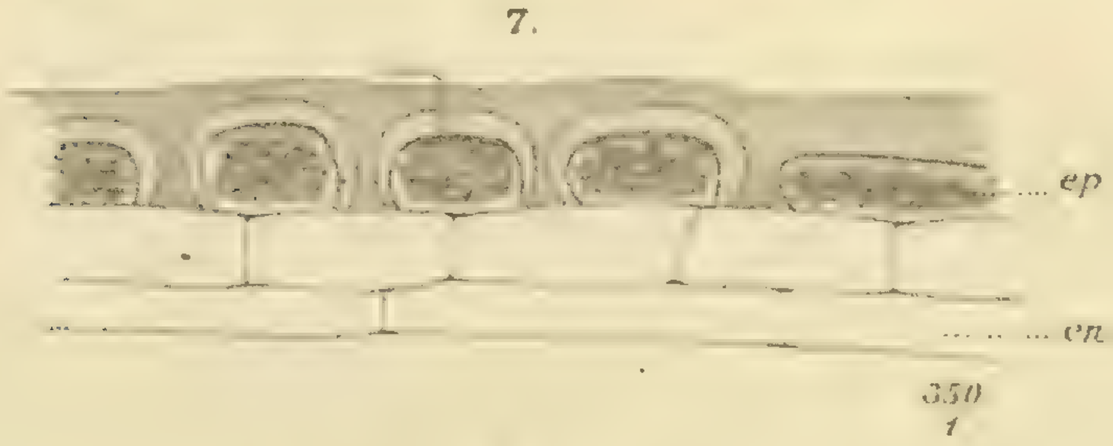
6.



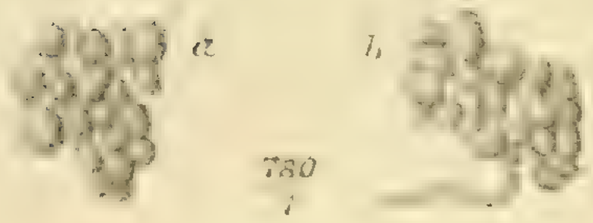
7.



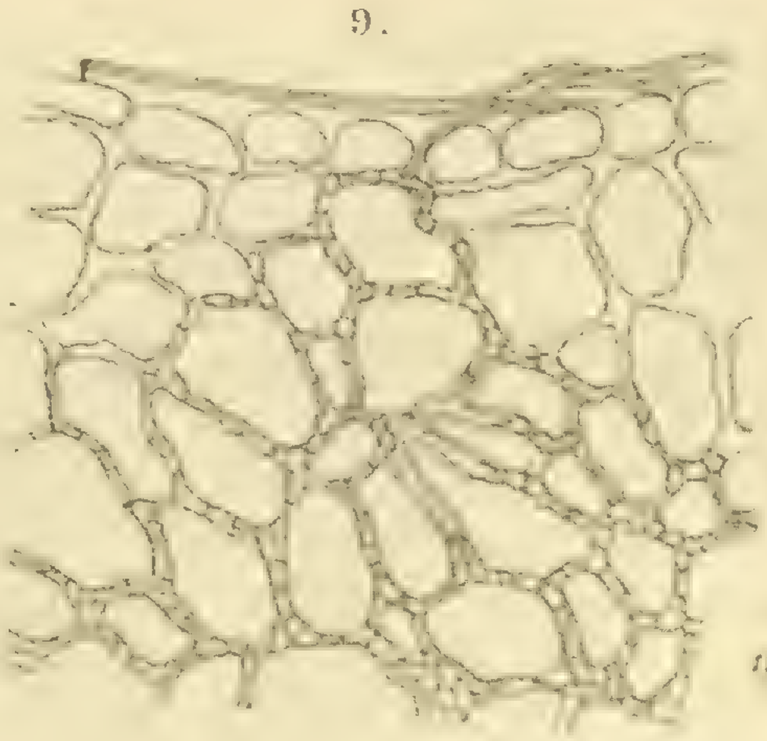




8.



9.



J.M.S. del.

W.K. Trap impr.

24.

b

t v

c.s.

$\frac{6}{1}$

p c m

2.

125/1

c f

1.

c

b

a

350/1

350/1

d

a

730/1

3.

rel ex

125/1

ep

4.

ep

350/1

5.

6.

c

b

7.

8.

9.

10.

11.

12.

a

b

13

14

15.

16.

17.

18.

19.

20

21

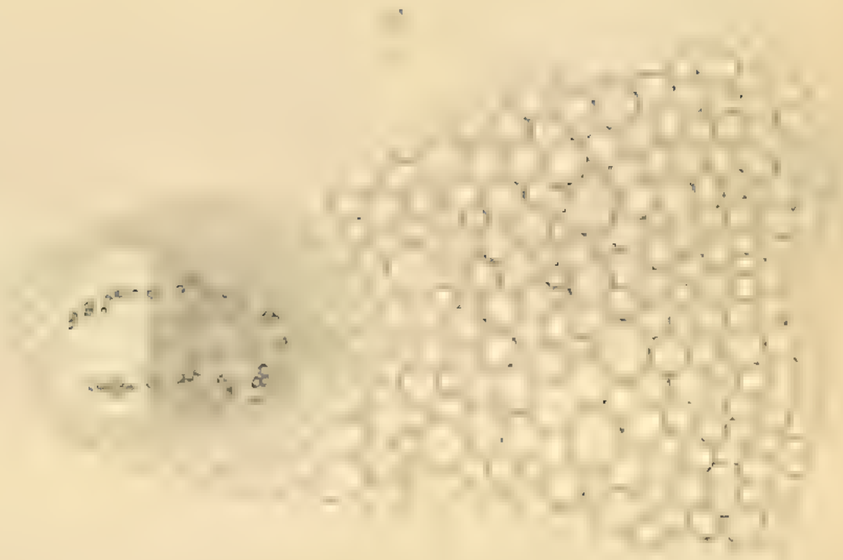
a

b

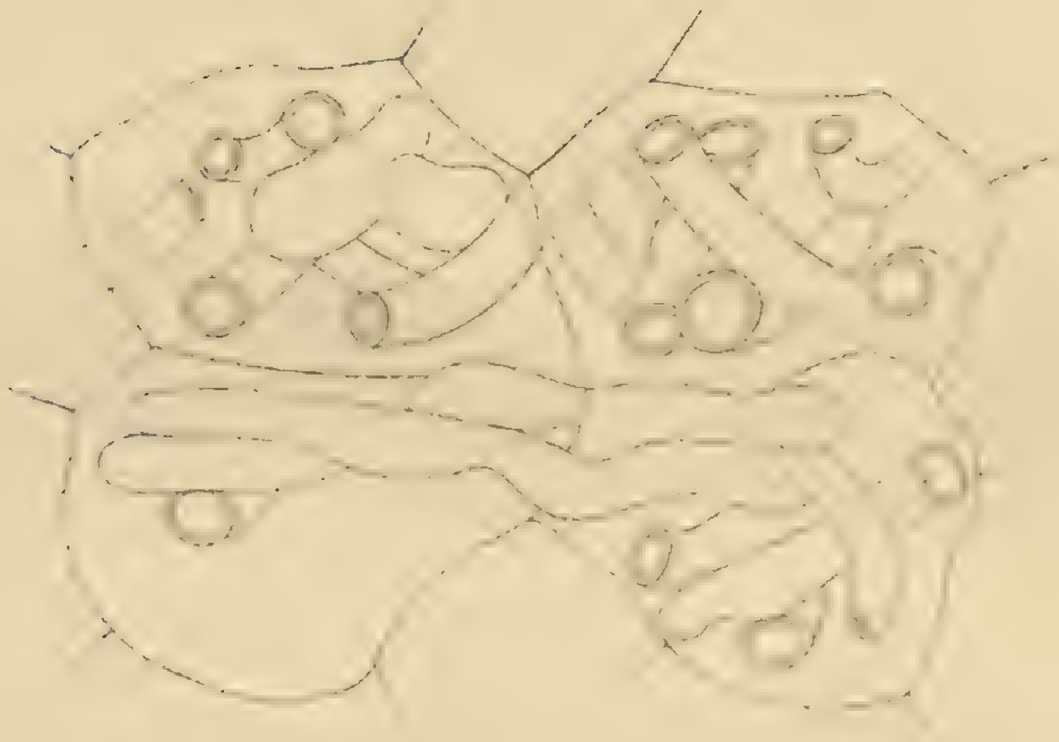
22.

23.

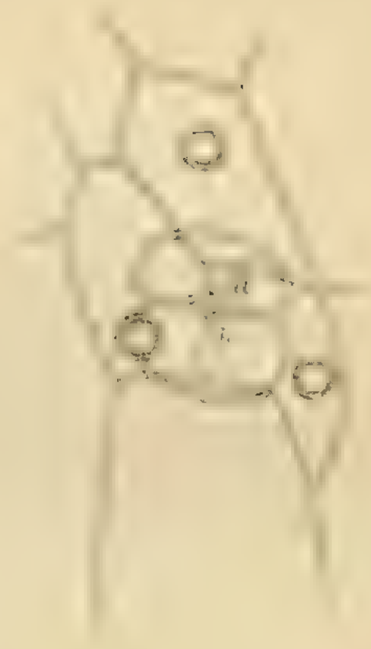
2.



3



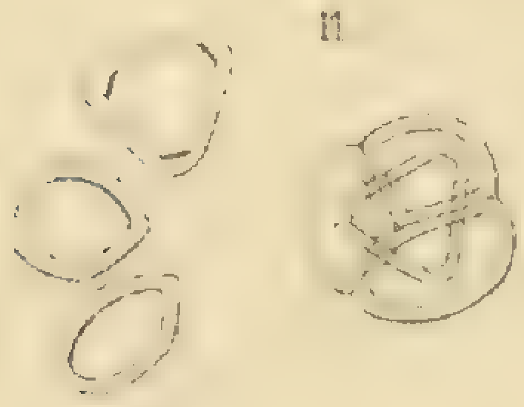
6.



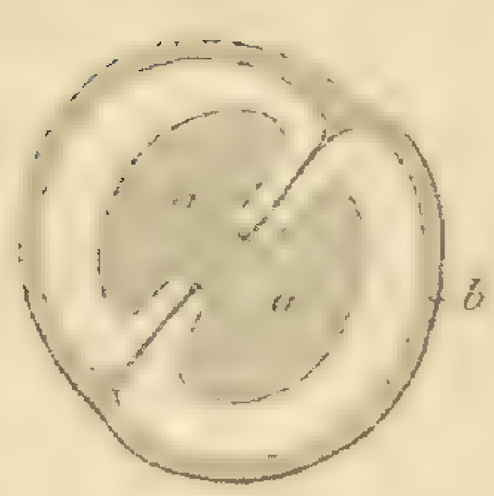
7

8

11



12

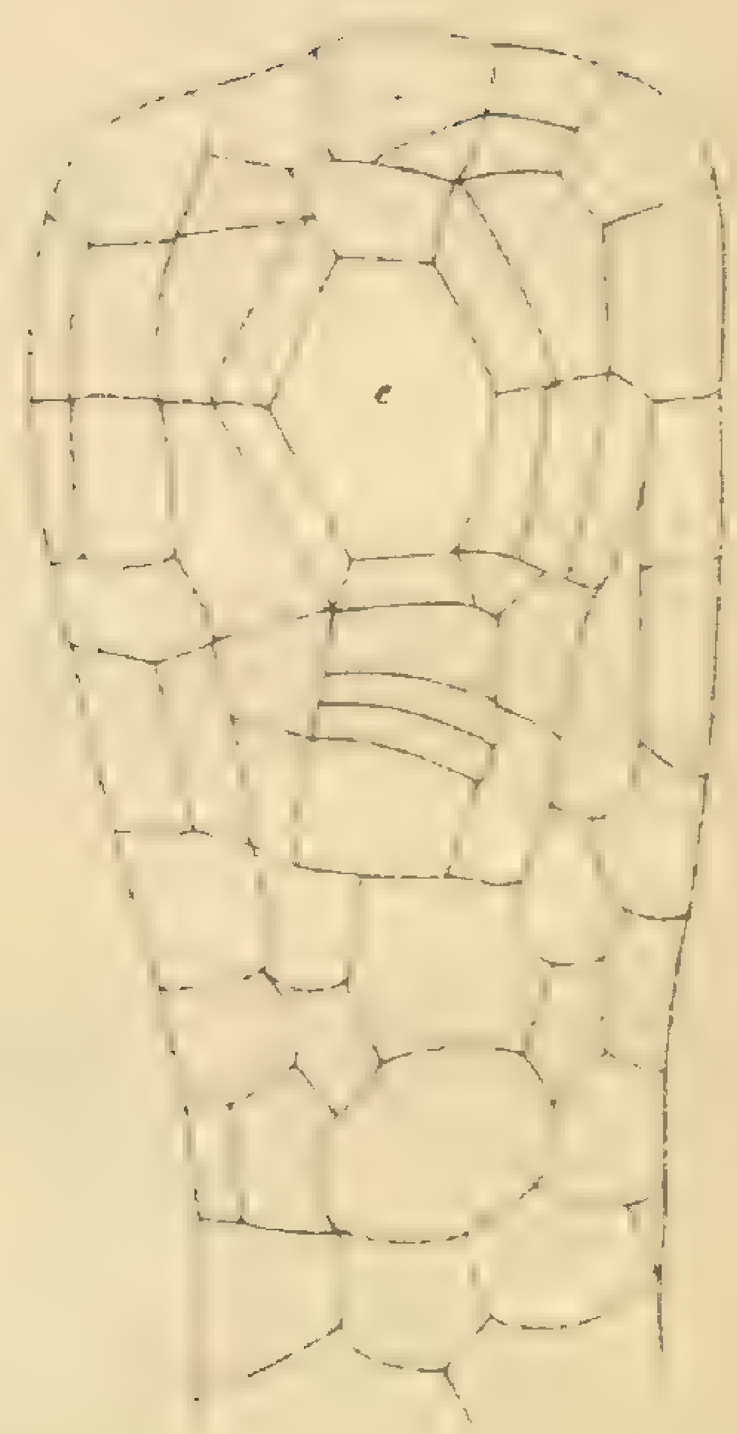


13

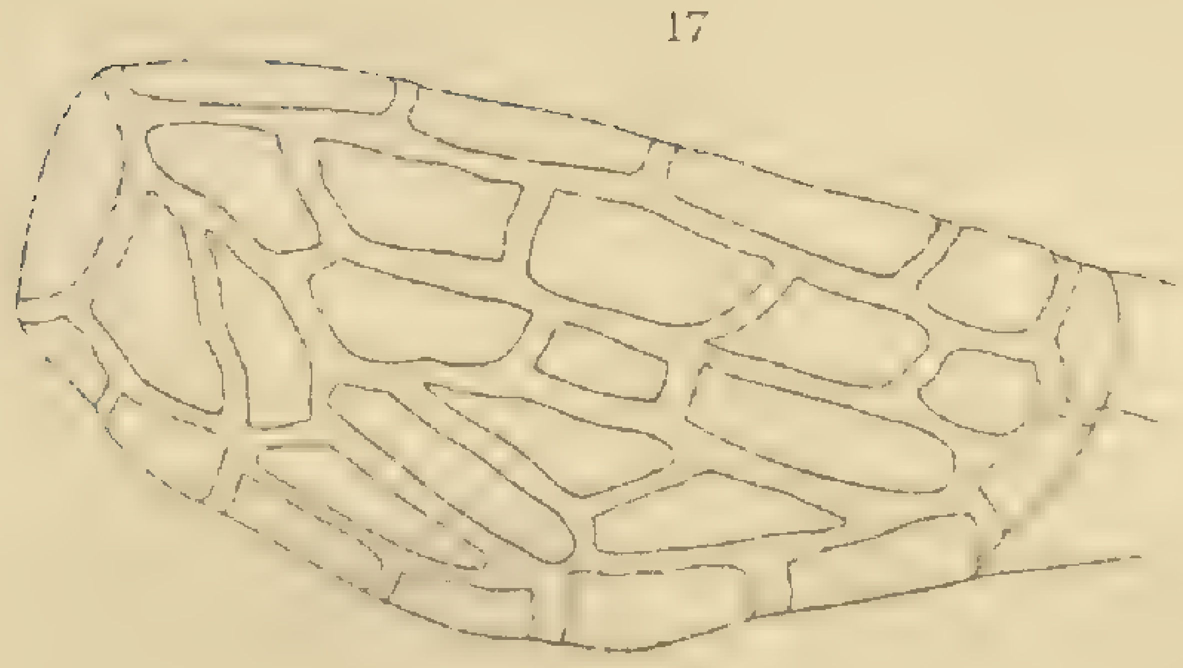
14.

15.

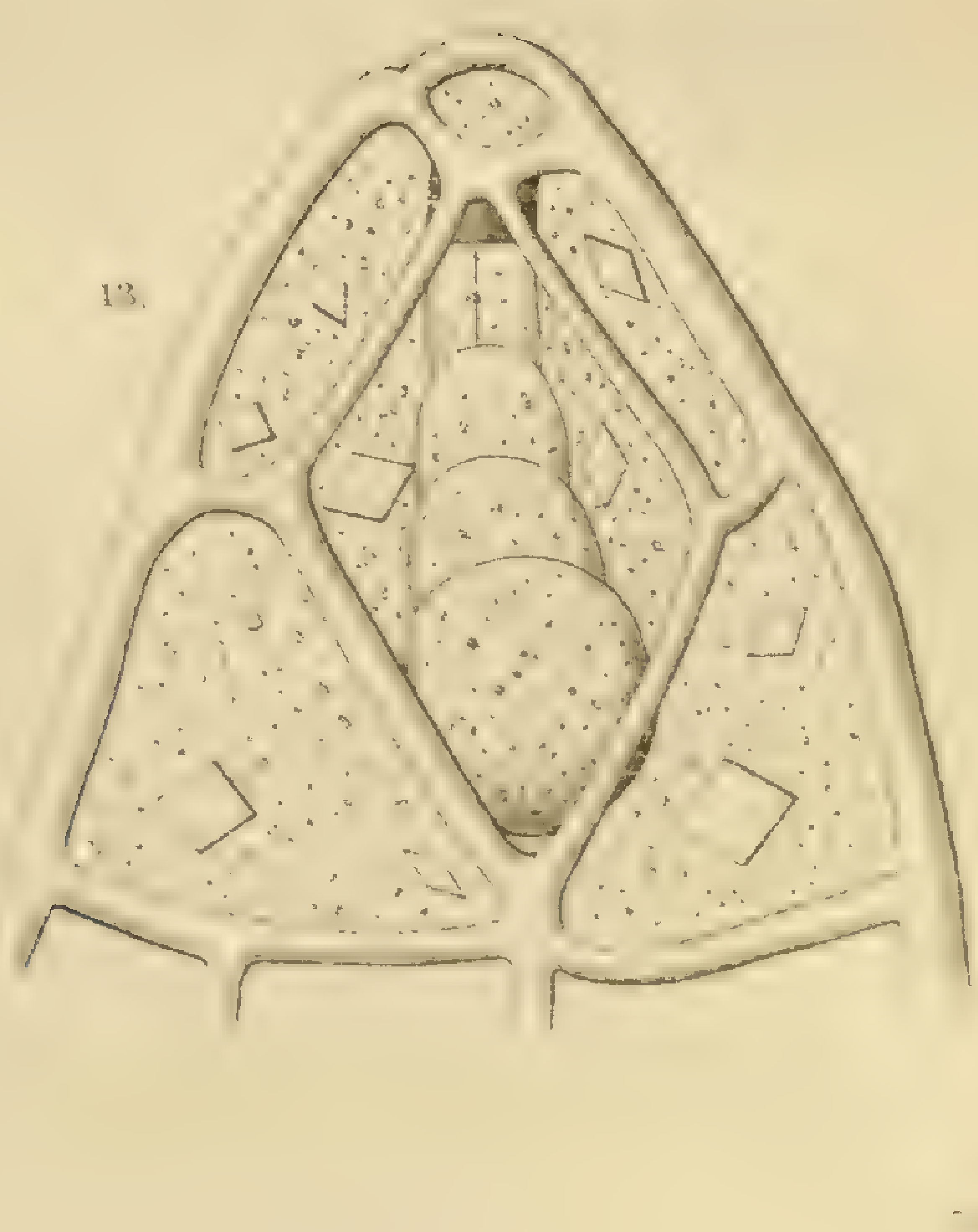
16



17



13.



19

Dr W. Fipier del.

TABLE DES MATIÈRES.

Pag.

WENT (F. A. F. C.), Der Dimorphismus der Zweige von Castilloa elastica 1

Figurenerklärung. Taf. I—III 17

HALLIER (H.), Ueber Paphiopedilum Amabile und die Hochgebirgsflora des Berges K'lamm in West-Borneo, nebst einer Uebersicht über die Gattung Paphiopedilum 18

Erklärung der Tafel IV 52

JANSE (J. M.), Les Endophytes radicaux de quelques plantes Javanaises 53

JANSE (J. M.), Quelques mots sur le développement d'une petite truffe 202

Explication des planches V—XIV 206

FIGDOR (W.), Ueber Cotylanthera bl.. Ein Beitrag zur Kenntnis tropischer sáprophyten 213

Erklärung der Tafeln XVI und XVII 240

Imprimerie ci-devant E. J. BRILL — Leide.

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG,

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

VOLUME XIV.
2e PARTIE.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
ci-devant
E. J. BRILL
LEIDE — 1897.

Ae/392

ÜBER LEEA AMABILIS UND IHRE WASSERKELCHE.

VON

HANS HALLIER.

Von *Leea amabilis* MAST. sind bis jetzt nur jugendliche Exemplare bekannt geworden, und schon aus diesem Grunde sind die bisher gegebenen Beschreibungen dieser Prachtpflanze sehr unvollständig. Es wird sich daher empfehlen, bevor wir uns auf Besonderheiten einlassen, uns erst eine deutlichere Vorstellung von der äusseren Erscheinung der Pflanze zu verschaffen, und hierzu mag folgende zum grössten Teil nach der lebenden Pflanze, zum Teil auch nach Herbarmaterial entworfene Beschreibung dienen.

Leea amabilis HORT. VEITCH. teste MASTERS in Gard. Chron. ser. 2 vol. 17 (1882) p. 492, fig. 77.

Frutex ca. 2 m. altus, ramosus, glaber, habitu sambacino; rami rigide erecti, seniores lignosi, discolores, subteretes, iuniores petiolis decurrentibus 6 angulati, ad angulos anguste alati, rubrovirides, nitidi; folia impari pinnata, 5 vel 7 vel 9 foliolata; rhachis infra foliolorum iugum infimum 6 angulata, angulo uno infero intermedio, alio supero intermedio plerumque undulato in denticulum patentem prolongato, 4 lateralibus, a iugo infimo usque ad foliolum terminale 5 angulata, angulo uno infero, 2 lateralibus, intra angulos 2 superos denticulis solitariis terminatos profunde sulcata, iuvenilis sordide atrosanguinea, nitida, senior sordide viridis, subopaca; stipulae

longissimae, angustae, secus rhachidis angulum saperum usque ad apicem suum connatae, sulcatae, subacutae, basi sagittatae, margine parum revolutae, sordide virides, opacae, iuveniles atro-sanguineae, innovationem vernatione duplicativa involucrantes; foliolorum petioli sicut rhachidis pars media et terminalis, sed multo breviores; foliola obovato lanceolata, grosse et remote serrata, acumine longo lineari mutico recto vel falcato terminata, basi rotundata vel subacuta, iuvenilia supra pulcherrime et saturate aëneo-viridia, nitore subtilissimo velutino secus nervum intermedium vittae angustae ad nervorum lateralium oppositorum ortum dilatatae vel subpinnatae a basi usque in summum folioli apicem pertinentis albae ornamento excellentia, inter nervos laterales binos parallelos parum convexa, secus lineam rectam in medio quovis internervio cum nervis lateralibus parallelam serie singula setularum brevium rigide patentium barbata, subtus violacea, nervis venisque atro-violaceis reticulata, nitidula, secus nervum intermedium vitta translucente pallide viridia: iugi infimi foliola ceteris 3 vel 5 vel 7 minora, terminale quam cetera 4 vel 6 vel 8 maius; nervus intermedius supra anguste alato-costatus, laterales supra sulcati, subtus sicut n. intermedius acute carinati, nitidi; foliola seniora supra pallidius et laetius viridia, nervo intermedio tantum albescente, setulis destitula, demum unicoloria, colore triste viridi, omni decore destituta, subtus pallide viridia, nervorum rete saturatius colorato; flores in cymis terminalibus multifloris umbelliformibus; pedunculi pedicellique pube minuta, patula, in sicco rufescente, velutino molles, trichotome ramosi; calyx pro genere amplus, breviter 5 dentatus, in alabastro clausus, globosus, utriculosus, succo agneo foetus, pallide viridis, nitidulus; corolla virescenti-albida; bacca 3—6 locularis, loculis monospermis, (in sicco) depressa, rotata, 3—6 sulcata, fructum 3—6 coccum simulans, calycis dilacerati fragmentis suffulta; semina magna cuneata, dorso valde convexa, lateribus complanata, ventre obsolete angulata et ad basin intus acumine minuto armata.

Folia cum petiolo usque ad 9 dm. longa; stipulae usque

ultra 4 cm. longae, vix 6 mm. latae; foliolum terminale usque ad 3 dm. longum, ultra 13 cm. latum, acumine usque ultra 3 cm. longo, basi vix 5 mm. lato; calyx (in sicco) 7 mm. diametro; bacca (in sicco) ultra 16 mm. diametro transversa.

Durch ihre mit Wasser gefüllten Knospenkelche erinnert *Leea amabilis* an die von TREUB [1]) beschriebenen Blütenknospen von *Spathodea campanulata* BEAUV., sowie ferner an die Kannen von *Nepenthes*, die ich in Borneo ebenfalls wiederholt prall mit Wasser gefüllt vorfand, noch lange, bevor sich der Deckel geöffnet hatte. Ähnliche „Wasserkelche" beobachtete HABERLANDT [2]) an mehreren krautartigen Pflanzen in der Umgebung Buitenzorg's, und bei dem südamerikanischen Solanaceenstrauch *Iochroma macrocalyx* schliesst nach DE LAGERHEIM [2]) der unten stark erweiterte Kelch sich oben eng an die Kronenröhre an und bleibt hier sogar noch bis zum Abfallen der Blume prall mit Wasser gefüllt. Mir selbst sind in der Umgebung Buitenzorg's keine ähnlichen Fälle bekannt geworden.

Bei *Spathodea* wird nach TREUB die den Knospenkelch erfüllende Flüssigkeit, ähnlich wie in den Kannen von *Nepenthes*, von zahllosen Drüsen ausgeschieden, welche die ganze Innenfläche der Aussenwände des Kelches bekleiden und sich ausserdem in geringerer Zahl aussen an der Blumenkrone finden. Nach Analogie glaubte ich nun auch bei *Leea amabilis* die Hydathoden an denselben Stellen erwarten zu dürfen; doch war es mir weder auf der Innenfläche des Kelchbechers noch auch an der Blumenkrone möglich, irgendwelche Spur von Drüsen zu finden.

Stattdessen lenkte sich jedoch meine Aufmerksamkeit bald auf die 5 kurzen dreieckigen Zähne des Kelches. Dieselben sind in der Knospenlage klappig und daher an dem geschlossenen und durch den Druck des wässerigen Inhaltes kugelig aufge-

---

1) TREUB in Annal. Buitenz. 8 (1890) S. 38—46. Taf. 13—15.

2) G. HABERLANDT, Botanische Tropenreise. Leipzig 1893. S. 129. Siehe auch G. KRAUS' Notiz über die wasserhaltigen Kelche von *Parmentiera cereifera* in Flora Band 81 (1895) S. 435—437. Diese sowohl, wie RACIBORSKI's an gleicher Stelle erschienene Abhandlung über die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen kamen mir leider erst nach Abschluss des vorliegenden Aufsatzes zu Gesicht.

blasenen Knospenkelch nur durch einen Stern von 5 kurzen Nähten kenntlich. Dabei sind ihre einander berührenden Seitenränder ein wenig duplicativ einwärts gebogen und bilden auf diese Weise ein ähnliches, wenn auch viel einfacheres System von Lamellen, wie die einwärts gebogenen Kelchzähne von *Spithodea campanulata*. Indessen sind diese Lamellen bei unserer Pflanze viel zu schmal, als dass sie in ebenso wirksamer Weise, wie bei *Spathodea*, schon allein durch gegenseitigen Druck dem von innen her gegen die Kelchwände ausgeübten Druck Widerstand zu leisten vermöchten, und es findet sich daher auch noch eine andere äusserst zweckentsprechende Schliessvorrichtung. Auf den einander zugekehrten Flächen sind nämlich, die eingerollten Ränder je zweier benachbarter Kelchzähne durch dichte, gestreckt kegelförmige, dickwandige, in einander greifende Papillen ähnlich den Brettern einer Kiste oder den Balken eines Hauses fest in einander gefügt, und es leuchtet ein, dass durch diese Verzahnung der von dem wässerigen Inhalt des Kelches ausgehende Druck einen erheblichen Widerstand erleidet. Zur Verstärkung dieser Wirkung sind ausserdem die 5 Nähte oder Spalten sowohl an ihrer äusseren wie auch an ihrer inneren Öffnung beiderseits durch zahlreiche dichte Papillen gesäumt, die noch viel dickere Wände besitzen, als die in den Spalten selbst befindlichen. Durch den centrifugalen Druck, welcher sich sowohl gegen die Kelchzähne selbst als auch gegen deren eingerollte Ränder richtet und bestrebt ist, die Kelchzähne auseinander zu treiben und ihre Ränder auszubreiten, werden nun die die Aussenmündung eines jeden Spaltes beiderseits umsäumenden Papillen das Bestreben erhalten, nach auswärts aus einander zu weichen. Hierbei finden sie aber in den zunächststehenden Papillen, diese wieder in noch weiter auswärts befindlichen und die am weitesten vom Spalt entfernten Papillen endlich in der prallen Kelchwand selbst einen Widerstand, der hinreichend ist, um ein Auseinanderweichen der an den Spalt grenzenden Papillen zu verhindern. Die beiderseits längs der inneren Mündung eines jeden Spaltes stehenden Papillen hingegen werden durch den gegen die Kelchzähne ge-

richteten Druck, ebenso wie die eingerollten Ränder selbst, nach aussen und gegen einander gedrückt. Während nun die dünnen, biegsamen Ränder der Kelchzähne an und für sich dem centrifugalen Druck keinen Widerstand zu bieten vermögen, sind die Papillen an der Innenmündung der 5 Spalten durch ihre dicken steifen Zellwände verhindert, dem Drucke nachzugeben und tragen auf diese Weise ebenfalls dazu bei, ein Auseinanderweichen der Kelchzähne zu verhindern. Sie spielen also genau dieselbe Rolle, wie die in den Kelch von *Spathodea* hineinragenden Lamellen. Hierfür wären sie aber offenbar sehr schlecht geeignet, wenn sie dieselbe kegelförmige Gestalt besässen, wie die verzahnten Papillen in den Spalten selbst. Sie würden dann Lücken zwischen sich lassen, durch die es ihnen ermöglicht wäre, dem auf sie ausgeübten Drucke nachzugeben, und die Seitenränder je zweier benachbarter Kelchzähne würden sich wie zwei in einander greifende Zahnräder nach aussen rollen. Sowohl an der Aussenmündung wie auch an der Innenmündung sind daher die die 5 Spalten verschliessenden Papillen kurz keulenförmig und schliessen mit ihren stumpfen dicken Enden so dicht an einander, dass ein weiteres Zusammenneigen und ein Nachgeben gegenüber dem auf sie einwirkenden Drucke nicht möglich ist.

Zu beiden Seiten der durch Papillen geschlossenen inneren Mündung eines jeden Spaltes befinden sich nun auch noch andere Gebilde, nähmlich dicht gedrängte, askenartige, dünnwandige Haare. Leider war es nicht möglich, an dem scharf über Feuer getrockneten Herbarmaterial mit völliger Sicherheit ihren Aufbau zu ermitteln, und zumal über die Art ihrer Anheftung an der Epidermis irgendwelchen Aufschluss zu gewinnen, wurde durch ihr dichtes Beieinanderstehen und ihre tiefbraune Färbung vereitelt. An mehreren derselben liess sich jedoch wenigstens soviel mit Sicherheit feststellen, dass sie durch eine Querwand geteilt sind. Betrachtet man den Kelch von seiner Innenfläche, so erscheinen diese Haargebilde im Verein mit den Papillen, welche die 5 Nähte der Kelchzähne nach innen zu verschliessen, als zottiges Polster in Form eines

5-strahligen Sternes mit breiten, ziemlich kurzen, sich allmählich und gleichmässig auskeilenden, scharf zugespitzten Armen. Da der Kelch innen im Übrigen völlig kahl ist und auch an der Blumenkrone Organe, welche sich als Hydathoden deuten lassen, nicht aufgefunden werden konnten, so scheint es mir nicht unwahrscheinlich, dass es diese eigenartigen, durchaus den Eindruck von Drüsen hervorrufenden Gebilde sind, welche den wässerigen Inhalt des Knospenkelches absondern. Wenn ihnen schon wegen ihrer dünnen Zellwände eine mechanische Bedeutung nicht zuerkannt werden kann, so spricht auch noch das für eine drüsige Natur derselben, dass sie bisweilen von bräunlichen körnigen Massen umgeben sind, in denen sich zahlreiche Pilzhyphen angesiedelt haben.

Von anderen anatomischen Besonderheiten, welche gelegentlich dieser Untersuchung beobachtet wurden, mag es nicht unerwähnt bleiben, dass sich sowohl im Kelche, wie auch in der Blumenkrone die für die Ampelideen charakterischen Rhaphidenzellen in solcher Zahl und Grösse vorfinden, dass das übrige Gewebe vollständig hinter ihnen an Ausdehnung zurücktritt und der Schleim aus den verletzten Raphidenzellen zumal am Grunde des Kelches in grossen Massen hervorquillt. Im Kelche finden sich ausserdem zahlreiche Krystalldrusen und aussen ist derselbe mit vereinzelten kurzen, zapfenförmigen, gerade abstehenden, einzelligen Haaren (d.h. papillenartig ausgezogenen Epidermiszellen) besetzt.

Die Wasserschläuche von *Spathodea campanulata* deutet Treub als Schutzmittel gegen übermässige Ausdünstung, was bei dem lockeren auf lichte Standorte deutenden Habitus des Baumes und seinen gipfelständigen Blüten auch sehr einleuchtend ist. Für *Leea amabilis* jedoch sind ihre Standortsverhältnisse einer derartigen Deutung nicht sehr günstig. Ihre gestreiften, sattgrünen, sammetglänzenden Blätter geben ihr das Gepräge einer typischen Schattenpflanze [1]) und zudem auch scheint die Blu-

---

1) Siehe E. Stahl, Ueber bunte Laubblätter. Ann. Buitenz. 13 (1896) S. 170—174. Die hier erwähnte *Leea* ist *Leea amabilis*.

menkrone durchaus nicht von so zarter Beschaffenheit zu sein, als dass sie eines Schutzes gegen Verdunstung bedürfe.

In Westborneo fand ich die Pflanze während der holländischen Expedition der Jahre 1893/4 [1]) erstlich in geringer Zahl von Exemplaren in Gemeinschaft mit *Dichroa febrifuga* Lour., *Saurauja ferox* Korth., *Piper porphyrophyllum* N. E. Br., etc. in einem schattigen Bambugebüsch an den Gehängen des Berges K'nĕpai bei Smittouw und zum anderen Male sehr zahlreich im Schatten des Hochwaldes am Fusse des Berges K'lamm [2]) bei Sintang (13. II. 1894, Herb. Bogor. B. 2462). Von Teijsmann wurde sie ferner am 26. IX. 1874 im Hochwald auf dem Biang-gebirge [3]) am Kāpŭăs (Herb. Bog. 8694) und am 14. und 15. VIII. 1875, ebenfalls in Urwald und in Gesellschaft von anderen buntblätterigen Pflanzen, im Gebiet von Landak [4]) gefunden (Herb. Bog.). Die durch oberseits zimmetbraun angehauchte Blätter ausgezeichnete var. *splendens* Lind. in Illustr. hort. 31 (1884) S. 59 Taf. 518 wurde von Teuscher im Jahre 1882 auf dem Bŭkit Rājah, ebenfalls in Westborneo, gefunden, während der Standort, an welchem Burke und Curtis die Pflanze entdeckt haben, nicht genauer bekannt gegeben worden ist [5]).

Wegen ihrer weiss gestreiften Blätter wird *Leea amabilis* von den am Fuss des Berges K'lamm wohnenden Desa-dajaken „Tuhlis mădjăn" genannt, was sich ungefähr durch „Tigerblatt" wiedergeben lässt (von tuhlis = schreiben, zeichnen und madjan = Tiger, Tigerkatze).

---

1) H. Hallier, Rapport over de botanische tochten in Borneo's Westerafdeeling gedurende de Borneo-expeditie 1893—94. Natuurk. Tijdschr. Ned. Ind. 54 (Juni 1895) S. 406—449.

2) H. Hallier a. a. O. S. 434 und 448. Annal. Buitenz. 13 (1896) S. 300.

3) Teijsmann in Nat. Tijdschr. Ned. Ind. 35 (1875) S. 331.

4) Teijsmann a. a. O. 36 (1876) S. 269—270.

5) Siehe Gardner's Chronicle a. a. O.

DIE INDONESISCHEN CLEMATIDEEN DES HERBARIUMS ZU BUITENZORG.

VON

HANS HALLIER.

Bei Bestimmung der in Buitenzorg's Umgebung gesammelten Clematideen sah ich mich behufs scharfer Abgrenzung der einzelnen Formen nnd Klärung der Synonymie genötigt, mich auch mit den in den benachbarten Gebieten, nämlich auf den übrigen Inseln des Archipels sowie auf dem südasiatischen Festlande und in Australien vorkommenden Arten einigermassen bekannt zu machen. Bei dieser Gelegenheit fand ich im Buitenzorger Herbar ein ziemlich umfangreiches noch nicht verarbeitetes Material vor, welches einerseits zwar nur eine einzige neue Form geliefert hat — eine zweide wurde in den Garten lebend aus Sumatra eingeführt —, andererseits aber unsere Kenntnisse von der Verbreitung der bisher bekannten Formen wesentlich zu erweitern geeignet ist. Da nun ausserdem unter den 66 in KUNTZE's Monographie [1]) aufgeführten Arten mit ihren zahllosen Unterarten und Varietäten diejenigen, welche im malaiisch-papuanischen Florengebiet vorkommen, nicht ohne Mühe herauszufinden sind, so scheint es mir kein nutzloses Bemühen zu sein, wenn ich hier unter Berücksichtigung dessen, was bisher über den Gegenstand bekannt geworden ist, die im

---

1) Dr. OTTO KUNTZE, Monographie der Gattung Clematis. — Verh. Bot. Ver. Brandenburg 26 (1885) S. 83—202.

Archipel vorkommenden Clematideen übersichtlich zusammenstelle.

Zuvor seien indessen noch einige Bemerkungen über die gegenseitige Verwandtschaft der einzelnen Arten vorausgeschickt, zu denen mir das Studium von Kuntze's Monographie Veranlassung gab. Wenn Kuntze nämlich sämmtliche übrigen Arten von unserer europäischen *Clematis Vitalba* ableitet, so lassen sich dagegen eine ganze Reihe von Einwänden erheben und sind thatsächlich zum Theil bereits durch Prantl [1]) erhoben worden.

Zunächst erscheint es mir höchst bedenklich, solche Arten, welche ausschliesslich die Tropen und noch dazu so alte und an Überresten einer grauen Vorzeit so reiche Florengebiete wie Madagascar und den indischen Archipel bewohnen, von einer Art ableiten zu wollen, deren Verbreitungsgebiet hauptsächlich die östliche Ländermasse der nördlichen gemässigten Zone umfasst und sich von hier aus nur sporadisch und die höheren Gebirge bevorzugend auch in den Tropengürtel hinein bis nach Neuguinea erstreckt. Wenn unsere heutigen Anschauungen von der Entwickelungsgeschichte der Erde richtige sind, dann haben wir die ältesten Formen der heutigen Pflanzen- und Tierwelt in den Wendekreisländern zu suchen und müssen die Fauna und Flora der gemässigten und kalten Erdgürtel als kümmerliche Nachkommen der Lebewelt einer längst geschwundenen grauen Vorzeit auffassen, in welcher noch ein gleichmässig feuchtwarmes Tropenklima und ein üppiger tropischer Pflanzenwuchs sich über den ganzen Erdball erstreckten und noch schwerfällige, ungeheure Pflanzenfresser in Gegenden zu finden waren, wo heute nur Lichenen und Zwergweiden dem schlanken Rentier eine dürftige Nahrung gewähren. Während sich seitdem zwischen den Wendekreisen Klima, Fauna und Flora verhältnismässig wenig geändert haben, hatte in den allmählich erkaltenden aussertropischen Erdstrichen ein hefti-

---

1) K. Prantl, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. — Engler, Jahrb. 9 (1888) S. 219—257.

ger, durch die Verschlechterung der Existenzbedingungen verursachter Kampf um's Dasein eine vollständige Umwandlung der Flora und Fauna zur Folge. Die Nachkommen der Riesen eines tropischen Urwaldes wurden in allmählicher Verkümmerung zu niederliegenden Zwergsträuchern und kurzlebigen Kräutern und mit ihnen mussten die Ungeheuer der Vorwelt zu Huftieren, Nagern und Raubtieren von bescheidenen Dimensionen verkümmern. Durch wiederholte Eiszeiten wurde gegen die Pole hin die Flora ebenso wie die Fauna zu einem grossen Teile vernichtet und neue Formen, die auf ihrer allmählichen Einwanderung aus wärmeren Erdstrichen durch Variation und Selektion ähnliche Veränderungen erleiden mussten, wie die ursprüngliche Flora, traten in die entstandenen Lücken ein. Bei Beginn dieser Eiszeiten sind allerdings auch in entgegengesetzter Richtung Formen der gemässigten und kalten Zonen mit Hilfe hoher Gebirgszüge bis in den Tropengürtel hinein vorgedrungen; doch haben sie sich hier nur noch auf den höchsten Berggipfeln erhalten können, und nur in den seltensten Fällen mögen sich wohl solche insulare Überreste einer von den Polen hereingewanderten Flora inmitten einer üppigen Tropenvegetation wieder dem gleichmässig feuchtwarmen Tropenklima angepasst haben, in's Tiefland hinabgestiegen und hier die Stammeltern neuer Formenkreise geworden sein.

Wenn wir soeben die heutige Flora und Fauna der kälteren Himmelsstriche durch Verkümmerung von einer vorweltlichen Lebewelt ableiteten, die derjenigen der heutigen Wendekreisländer ähnlich gewesen sein muss, so bedarf indessen der Ausdruck „Verkümmerung" noch einer Einschränkung, und man hüte sich, daraus den falschen Schluss zu ziehen, als ob wir den Formen der kälteren Erdstriche den tropischen gegenüber eine durch Rückbildung auf eine tiefere Entwickelungsstufe herabgesunkene Organisation zusprechen wollten. Im Gegenteil ist vielmehr mit dem langsamen Kleinerwerden der Form eine schrittweise Differenzierung der Teile Hand in Hand gegangen und in den aussertropischen Erdgürteln, in welchen die Verschlechterung der Lebensbedingungen den Weltbewerb

verschärfte, ist dieser Process allmählicher Vervollkommnung viel rascher vor sich gegangen wie innerhalb der Tropenzone. Wie wir in der Tierwelt von den unförmigen, verhältnismässig wenig gegliederten Knochenmassen der riesigen vorweltlichen Säugetiere bis zu den zierlichen, reich gegliederten Knochengerüsten unserer winzigen Nager einen Process ununterbrochener Vervollkommnung und Differenzierung verfolgen können, der schliesslich in dem wunderbar komplizierten menschlichen Schädel seinen Gipfelpunkt erreicht, ebenso lässt sich auch in der Pflanzenwelt von den derben, lanzettförmigen, ungeteilten Blättern der Anonaceen, Myristiceen, Sapotaceen u. s. w. bis zu den zarten, reich gegliederten Blättern vieler Leguminosen, Ranunculaceen, Cruciferen u. a., von den schweren, unförmigen Früchten der *Anona-*, *Derris-* und *Cynometra*-arten, Aurantiaceen und vieler Bombaceen bis zu den zierlichen Streubüchsen unseres *Antirrhinum* und vieler Papaveraceen und Campanulaceen, von den mächtigen Kernen der Cocos- und Seychellennuss bis zu den winzigen Samen epiphytischer Orchideen, Asclepiadeen und Gesneraceen und von den fleischigen Riesenblumen der *Rafflesia* bis zu den zarten, häutigen, bei der leisesten Berührung sich kräuselnden Nachtblumen von *Calonyction* eine ununterbrochene Entwickelungsreihe nachweisen.

Mit Recht sucht daher Prantl [1]) innerhalb der Gattung *Clematis* „die natürliche Verwandtschaft dadurch festzustellen, dass er alle in Frage kommenden Eigenschaften vom Einfachen zum Komplizierten fortschreitend verfolgt", eine Methode, gegen welche in Kuntze's Monographie in mehr als einer Hinsicht verstossen wird. So hat es bereits Prantl's Missbilligung erregt, dass Kuntze die Formen mit einfachen Blättern durch „Verzwergung" nach Belieben aus der mit gefiederten Blättern ausgestatteten *C. Vitalba* entstehen lässt, obgleich er andererseits doch auch wieder kompliziertere Formen durch Differenzierung der Blätter von solchen einfacheren ableitet und dies a. a. O.

---

1) Prantl a. a. O. S. 249.

S. 97 unzweideutig ausspricht mit den Worten: „Die Blätter vieler *Clematis*-arten teilen sich nicht selten." Es kann ferner nicht gebilligt werden, wenn KUNTZE die Formen mit grossen, dicken, fleischigen Blumenblättern von solchen mit dünnem, häutigem, kleinblättrigem Perigon ableitet [1]). Einem aufmerksamen Beobachter der Tropenflora kann es kaum entgehen, dass es vorzugsweise nur die älteren Formen sind, welche sich durch mehr oder weniger unförmige, grosse, dicke, fleischige Blumenblätter auszeichnen, so z. B. die Anonaceen, Magnoliaceen und Bombaceen, die Guttiferen und Dipterocarpeen, die Nymphaeaceen und Cacteen, die Escallonieengattung *Brexia* und die Theophrasteen. Als besonders lehrreiche Beispiele erwähne ich noch die soeben geschilderte Blume von *Calonyction* und *Erycibe ramiflora*, eine neue im botanischen Garten kultivierte Art, deren fünflappige, radförmig ausgebreitete Blumenkrone von 10 aufrechten, dicken, fleischigen Zapfen gekrönt ist. Ich füge hinzu, dass nach meinen das System der Convolvulaceen betreffenden Untersuchungen [2]) *Erycibe* zu den ursprünglichsten, *Calonyction* hingegen zu den höchst entwickelten Vertretern dieser Pflanzenfamilie gehört.

Als Verstoss gegen das Reduktionsgesetz der Blüte muss es schliesslich angesehen werden, wenn KUNTZE solche Formen, wie *C. smilacifolia*, bei welcher Blüten mit sechs Blumenblättern keine Seltenheit sind, und die mit 4—8-blätterigem Perigon ausgestattete *C. hexapetala* von *C. Vitalba* ableitet, welche stets nur 4 Blumenblätter besitzt.

Wenn wir nun behufs Ermittelung der ältesten lebenden Formen die durch diese Betrachtungen gewonnenen allgemeinen Ergebnisse bei der Gattung *Clematis* in Anwendung bringen, so lenkt sich unser Augenmerk unwillkürlich auf die durch einfache Blätter ausgezeichnete und in den Tropen der alten Welt verhältnismässig weit verbreitete *C. smilacifolia* hin. Von den übrigen einfachblättrigen Formen, welche vorwiegend der nörd-

---

1) Auf S. 95 seiner Monographie sagt KUNTZE: Die Sepala wurden z. B. nicht selten dickfleischig.

2) Siehe ENGLER, Jahrb. 16 (1893) S. 586.

lichen gemässigten Zone angehören, unterscheidet sich *C. smilacifolia* durch ihren kräftigen, lianenartigen Wuchs und die derbe, lederige Beschaffenheit der Blätter. Durch ihr 4—6-blättriges Perigon giebt sie sich neben *C. hexapetala* als eine der ursprünglichsten Formen zu erkennen und ebenso deutet die dicke, fleischige Beschaffenheit ihrer verhältnismässig grossen Blumenblätter auf ein hohes Alter dieses Typus hin. An sie schliesst sich durch ihren kräftigen Wuchs, ihre dicken, steifen Blütenstiele und ihre grossen, dicken, fleischigen Blumenblätter *C. Leschenaultiana* an, die aber durch ihre starke Behaarung, ihre krautigen, dreiteiligen Blätter und ihre glockenförmigen Blumen mit an der Spitze zurückgerollten Blumenblättern schon eine verhältnismässig hohe Entwickelungsstufe einnimmt. Auch bei *C. aristata* sind die Blätter noch dreiteilig und durch ihre noch zungenförmigen, auswärts gebogenen, aber schon viel kleineren weissen Blumenblätter erinnert sie ebenfalls noch ein wenig an *C. Leschenaultiana*. *C. Vitalba* (im Sinne Kuntze's) erreicht dann endlich unter den indonesischen Formen durch ihre krautigen, mehrfach zusammengesetzten, gelappten und gezähnten Blätter, ihre mehr oder weniger starke Behaarung, ihre kurzen, kleinen, weissen, flach ausgebreiteten Blumenblätter und ihre reich verzweigten Blütenstände den Gipfelpunkt der Vervollkommnung. Als der *C. smilacifolia* nahe verwandte, wenn auch äusserlich in mancher Hinsicht stark abweichende Seitenlinie reiht sich dieser vielleicht *Naravelia* an. Durch das verlängerte Konnektiev ihrer kurzen, linealen Staubblätter findet sie noch am ersten bei *C. smilacifolia* einen engeren Anschluss, wenngleich sie freilich andererseits wieder durch ihre drei zu Ranken verkümmerten Endblättchen, ihre gelben, keulenförmigen Staminodien und ihre gedrehten Fruchtschöpfe eine sehr vereinsamte Stellung einnimmt. Auf diese Weise gelangen wir zu einer natürlichen Aneinanderreihung der indonesischen Formen, die, wenn auch als solche vielleicht nur unbewusst, schon Miquel in seiner Flora vorgeschwebt hat. Der von Kuntze [1]) aufgestellte Stammbaum der Gattung [1])

1) Kuntze a. a. O. S. 192—194.

aber wird durch diese Anordnung sozusagen auf den Kopf gestellt. Man denke sich denselben, wenn dieser drastische Vergleich erlaubt ist, in Form eines Systems von in fortschreitender Subordination an einander geknoteter Taue dargestellt, fasse ihn an dem die *C. smilacifolia* vorstellenden freien Ende und lasse ihn frei hängen, so wird man einen in seinen Hauptverzweigungen natürlicheren Stammbaum erhalten, in welchem der mit *C. smilacifolia* endende Zweig zum gemeinsamen Hauptstamme geworden ist, aus welchem sich alle übrigen Verzweigungen ableiten. Die Reihenfolge der Hauptformen würde in diesem Stammbaume im Wesentlichen die folgende sein: *C. smilacifolia*, *Buchananiana*, *orientalis*, *recta*, *Vitalba*, also gerade umgekehrt wie bei KUNTZE. In seinen Einzelheiten aber würde derselbe gewiss noch zahlreiche Änderungen erleiden müssen.

BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL [1]).

§ 1. **Naravelia** (D C. pro gen.) PRANTL.

Staubblätter mit bedeutend verlängertem Konnektiev; Blumenblätter flach ausgebreitet.

a. Blumenblätter 4—6, gross, violett; petaloide Staminodien nicht vorhanden; Blätter einfach oder dreiteilig, glatt, mit rankendem Stiel; Fruchtschöpfe nicht gedreht.

1. *C. smilacifolia* WALL. ampl. 2. *C. Everettii* HEMSL.

b. Blumenblätter 4, klein, bleichgrün; äussere Staubblätter zu keulenförmigen, lebhaft dottergelben, petaloiden Staminodien umgebildet; Blätter fiederteilig, mit einem Paar normaler Blättchen und drei zu Ranken umgebildeten Endblättchen; Fruchtschöpfe gedreht.

3. *C. zeylanica* POIR. ampl. 4. *C. dasyoneura* O. K.

§ 2. **Viorna** PRANTL.

Staubblätter ohne verlängertes Konnektiev; Staubfäden be-

---

1) Die hier gegebene Einteilung ist nach PRANTL's System zurechtgeschnitten für die im Archipel vorkommenden Formen und hat also eine allgemeine Giltigkeit.

haart; Blumenblätter 4, gross, aufrecht, an der Spitze zurückgerollt, braungelb; petaloide Staminodien nicht vorhanden; Blätter dreiteilig, stark behaart, mit rankendem Stiel; Fruchtschöpfe nicht gedreht.

5. *C. Leschenaultiana* D C.

§ 3. **Flammula** D C. emend., Prantl.

Staubblätter ohne verlängertes Konnektiev, kahl; Blumenblätter 4, klein, flach ausgebreitet, weiss; petaloide Staminodien nicht vorhanden; Blätter zusammengesetzt, mit rankendem Stiel; Fruchtschöpfe nicht gedreht.

a. Antheren mit sterieler Spitze von Antherenstruktur; alle Blätter dreiteilig; Blättchen ganzrandig, glatt.

6. *C. aristata* R. Br. ampl.

b. Antheren ohne steriele Verlängerung; untere Blätter gefiedert oder flammuliform; Blättchen grob gezähnt, meist behaart.

7. *C. Vitalba* L. ampl.

1. **C. smilacifolia** Wall. (1820) ampl.; Hook. f. and Thoms., Fl. Ind. 1 (1855) p. 6; Miq., Fl. Ind. Bat. 1, 2 (1859) p. 2; Thwaites, Zeyl. (1864) p. 1; Miq., Ann. mus. bot. Lugd. — Bat. 4 (1868—9) p. 66; Hook. f., Fl. Brit. Ind. 1 (1875) p. 3; O. K. in Verh. Bot. Ver. Brandenb. 26 (1885) p. 120; King in Journ. As. Soc. Bengal 57.2 (1889) p. 360; Trimen, Fl. Ceylon 1 (1893) p. 1.

β. **normalis** O. K. l. c. — *C. smilacifolia* Wall. propria; D C., Pr. 1 (1824) p. 10; Miq. l. c. (1859) p. 2 (excl. synn. Wight et *C. glandulosa* Bl. et *C. smilacifolia* de Vr.). — *C. smilacina* Bl., Bijdr. 1 (1825) p. 1; Spanoghe in Linnaea 15 (1841) p. 161 („petala atro-violacea"); Zoll. et Mor., Verz. (1845—6) p. 35; Korth. in Ned. Kruidk. Arch. 1 (1848) p. 207; de Vriese, Pl. Jungh. (1855) p. 71. — Folia simplicia, integerrima vel obsolete dentata, in sicco crassa, coriacea, subtus non vel absolete tantum reticulato-venosa.

Westjava, Tjibodas (Kurz H. K. 923), bei Desa Kali Bata jenseits des Tjiliwung bei Buitenzorg (Hallier 26. XI. 1894 n° 744*a*); Bangka (Teijsmann), Pulu Pongo im Lepararchipel (Teysm.); Celebes, Gorontalo (Riedel), Menado (Teijsm. 5878), Lanjienga bei Bonthain (Teijsm. 14079. — Inl. Name: Passageh). — Nach Hook. f. l. c. auch auf Borneo und den Philippinen, nach Spanoghe auf Timor und nach Miquel auf Sumatra und Amboina.

Verbr.: Brit. Indien, z. B. Sikkim 3000—5500[1] (King 10. X. 72 n° 175), Rungbee ebendort (T. Anderson 17. II. 67).

Subvar. 2. **Zollingeri** O. K. l. c. — Java. — Im Herb. Bog. nicht vorhanden.

Subvar. 3. **subpeltata** O. K. l. c. p. 121 hat Kuntze selbst nicht gesehen. Die schildförmige Ausbildung der Blätter ist aber in Wallich's Abbildung so geringfügig, dass die von Ava stammende *C. subpeltata* Wall. wohl kaum auf den Wert einer besonderen Varietät Anspruch erheben kann. Es liegt hier offenbar ein ähnlicher Fall vor wie bei *Pothomorphe subpeltata* Miq., die ich bei Buitenzorg stets nur mit deutlich schildförmigen, niemals mit subpeltaten Blättern gesehen habe und die offenbar nur nach einem einzigen oder wenigen abweichenden Exemplaren ihren Namen erhalten hat.

Subvar. 5. **coriacea** O. K. l. c. (tab. nostra XVIII). — *C. coriacea* Korth. l. c. p. 128; de Vr. l. c. p. 72; Miq. l. c. (1859) p. 3. — *C. smilacifolia* var. *stipulata* Miq. l. c. (1868—9) p. 66.

Westjava, Vulkan Papandajan (ohne Angabe des Sammlers); nach Korthals, de Vriese u. a. auf dem Gedeh, nach Kuntze auch auf Borneo.

Während nach allen früheren Autoren die Blätter dieser Form dreiteilig sind, kommen nach Miquel auch einfache Blätter vor, und Kuntze scheint, da er sie als Subvarietät der durch einfache, ganzrandige Blätter gekennzeichneten var. *normalis*, betrachtet, überhaupt übersehen zu haben, dass die Blätter gewöhnlich dreiteilig sind. Auch an dem Exemplar des Herb. Bog. ist dies der Fall, und ausserdem vereinigt es noch mit den Eigenschaften der subvar. *coriacea* diejenigen der subvar.

chrysocarpa O. K. Die Teilfrüchte dieser Pflanze sind nämlich sämmtlich steriel, dabei wirr durch einander geflochten und mit einem dichten, langen, fuchsroten Filz bekleidet, während an der normalen Form die Behaarung der Fruchtschöpfe viel zarter und weiss ist. Die ganze Sammelfrucht macht daher ganz den Eindruck der bekannten zottigen, rotbraunen Rosengallen, und bei genauerer Zusicht gewinnt man die Überzeugung, dass auch im vorliegenden Falle die eigentümliche Abänderung der Frucht auf einen durch Insekten hervorgerufenen Reiz zurückzuführen ist. An verschiedenen Stellen ist nämlich der Stengel blasig angeschwollen und die hierdurch entstandenen ellipsoidischen kurzen Höhlungen sind durch kleine Öffnungen mit der Aussenwelt verbunden. Solche zumeist von Ameisen bewohnte Fisteln sind im malaiischen Archipel eine sehr verbreitete Erscheinung. Bekannt ist ja ihr regelmässiges Auftreten an den Stengelgliedern von *Clerodendron fistulosum*. Spindelförmige, sich nicht auf die ganze Länge der Internodien erstreckende Fisteln fand ich ferner auf dem Amai Ambit in Mittelborneo regelmässig an den Zweigen von *Anthocephalus morindaefolius*, einem stattlichen Baume, und an einer anderen, niedrigen, strauchartigen Nauclee an Bachufern im Quellgebiet des Flusses K'nepai (B. 1531) und im botanischen Garten zu Buitenzorg ausnahmsweise bei *Loranthus pentandrus* L. und der aus Sumatra stammenden *Labisia serrulata* sp. n. Auch bei einigen *Macaranga*-arten (Purang) des Berges Liang Gagang in Mittelborneo und nach Aussage der Eingeborenen überhaupt bei allen Purang-arten sind die Stengelglieder hohl und von Ameisen bewohnt, welche durch kleine, gelbliche, an den Zähnen der jungen Blätter sitzende „food-bodies" angelockt werden, doch fehlt hier die Anschwellung, welche in den übrigen Fällen die Behausung dem Auge schon sichtbar macht, bevor man noch durch ihre aus den Öffnungen hervorstürzenden Bewohner angegriffen wird. Bei unserer *Clematis* scheint es mir nun nicht unmöglich, dass ausser der Fistelbildung und der Verfilzung der Früchte auch die üppigere Entfaltung von Blattsubstanz, nämlich die Bildung nebenblattartiger Gebilde

und die Dreiteilung der Blätter, sowie auch die Verarmung des Blütenstandes auf Rechnung des durch Insekten hervorgerufenen Reizes zu schreiben sind. Zwar betrachtet Kuntze die Stipularbildung der var. *coriacea* als eine atavistische Eigenschaft der *C. connata*, doch muss es noch dahingestellt bleiben, ob nicht auch bei dieser Art nur eine auf gegenwärtig wirkende Ursachen zurückzuführende teratologische Abweichung vorliegt. Leider haben mir die von Korthals und Junghuhn gesammelten Exemplare der var. *coriacea* nicht vorgelegen. Es wäre aber gewiss von grossem Belang, festzustellen, ob nicht vielleicht auch diese, sowei die Exemplare der zeylanischen subvar. *chrysocarpa* und der in Britisch Indien heimischen *C. connata* durch ähnliche Fistelbildungen ausgezeichnet sind.

δ. **glandulosa** O. K. l. c. (Taf. XIX. fig. 1). — *C. glandulosa* Bl. l. c. — *C. smilacifolia* de Vr. l. c. p. 71 (excl. synn. plur.) non Wall. — Folia quam in var. *β. normalis* specimibus plurimis multo maiora, longius acuminata, longe cordato-ovata, tenuiter membranacea, subtus multo magis conspicue reticulato-venosa, margine etsi minute, tamen satis conspicue subcartilagineo-serrata.

Westjava, selten im Urwald zwischen Tjibodas und Tjibörröm am Vulkan Gedeh ca. 1500 m. (Hallier f. 28. I. 1895 n° 745 a.).

Aufzeichn. nach d. leb. Pfl.: Ausdauernder Blattstielkletterer; ausgewachsene Blätter krautig, schlapp, beiderseits schwach glänzend, oberseits trüb dunkelgrün, unterseits heller, mit 5 gelbgrünen, stark vorspringenden Handnerven und sehr weitmaschigem dunkelgrünem Nervennetz.

Der Stengel des erwähnten (sterielen!) Exemplars ist noch krautig und vielleicht ist diese Form nur der Jugendzustand der Hauptform. Auch Miquel vereinigte schon beide Formen mit dem Bemerken, dass ganzrandige und ungeteilte Blätter zuweilen an einem und demselben Zweig vorkämen. Das Blume'sche Exemplar ist allerdings, wie aus der Beschreibung hervorgeht, fertiel, und auch unter den oben unter var. *β. normalis* aufgeführten Exemplaren befindet sich ein blühendes mit

undeutlich gesägten Blättern, doch deutet die geringe Dicke der Blätter des letzteren darauf hin, dass auch dieses noch eine verhältnismässig jugendliche Entwickelungsstufe darstellt und die grössere Dicke und Derbheit der Blätter erst in späterem Alter erreicht wird.

Forma **picta** nob. (Taf. XIX. f. 2). — Pl. viva: Frutex petiolorum flexuosorum ope scandens, glaber; caulis iuvenilis tenuis, herbaceus, subteres, obsolete angulatus, triste sed saturate viridis, nitidulus, ad nodos violascens petiolisque geminatim connatis annulatus, articulatus, senior atroviridis, internodiis longissimis; petiolus longus, laminae nervis decurrentibus angulatus, deorsum profunde et anguste sulcatus, eodem quo caulis colore; lamina longe cordato-ovata, acumine mediscri longe triangulari acuto terminata, basi anguste sinuata, praeter acumen et sinum basalem undique densiuscule et minute, sed tamen conspicue subcartilagineo-dentata, tenuiter herbaceo-membranacea, septuplinervis, supra saturate viridis, nitore subtilissimo subvelutino, maculis glauco-argenteis irregularibus inter nervos binos in vittam longitudinalem angulato-dilaceratam collectis picta, nervis 7 eorumque commissuris subtus prominentibus rugosa, subtus saturate rubro-violacea, eodem fere quo *Betae* et *Atriplicis hortensis* varr. rubrae colore, nitida, nervis virescentibus lineata venisque saturatius violaceis magis quam intervenia nitidis tenuibus dense reticulata; nervi 6 laterales valde arcuati, commissuris parallelis transversis et arcuum intramarginalium seriebus inter se conjuncti; flores nondum protulit.

Caulis usque 3 mm. crassus, internodiis 3—30 cm. longis; petiolus usque 5 cm. longus, 2—3 mm. crassus, lamina usque ultra 13 cm. longa, ultra 7 cm. lata, acumine ca. 15 mm. longo, basi vix 1 cm. lato.

Von Tandjung Gunung in Deli auf Ostsumatra durch Jaheri in den Hort. Bog. eingeführt.

Auch dies ist vielleicht nur eine jugendliche Entwickelungsstufe der Hauptform. Denn wenn es sogar in Europa nicht fehlt an Pflanzen, deren untere Blätter gefleckt sind, während

die oberen einfarbig grün sind [1]), so ist es in der an buntblättrigen Pflanzen so überreichen malaiischen Inselwelt eine beinahe gewöhnliche Erscheinung, dass Kräuter und Halbsträucher des schattigen Urwaldes in der Jugend mit bunten, silberstreifigen oder silberfleckigen Blättern geziert sind, während die erwachsene Pflanze derselben Art im gewöhnlichen, schmucklosen, einfarbig grünen Gewande erscheint. In der That teilte mir denn auch Herr J. J. Smith jun. mit, dass einige wahrscheinlich gleichfalls aus Deli stammende, einfarbig grüne Exemplare der var. *glandulosa* früher ebenfalls gefleckte Blätter besassen. Nicht in allen Fällen ist indessen die bunte Färbung des Laubblattes vom Alter der Pflanze abhängig; zuweilen besitzt sie vielmehr, worauf auch Stahl bereits hinwies, den Charakter einer konstanten Varietät, so z. B. bei der einfarbig grünen *Schismatoglottis calyptrata* Z. et M. mit ihren gefleckten oder in verschiedener Weise silbern oder weissgrau gestreiften Varietäten *albido-maculata* var. nov., *flavido-maculata* (*Sch. neoguineensis* N. E. Br.), *picta* (*Sch. picta* T. et B.), *trivittata* (*Sch. trivittata* Hallier f.) und einer mit *picta* nächstverwandten Abart aus Celebes. Im vorliegenden Falle würden wir also, wenn sich nicht an lebendem Material noch erweisen sollte, dass auch auf Java und an den übrigen Standorten *C. smilacifolia* in der Jugend silbergrau gefleckte Blätter besitzt, zwei selbständige, morphologisch und geographisch geschiedene Jugendformen anzunehmen haben.

Durch seine ungeteilten, ganzrandigen, herzförmigen Blätter mit rankenartig gekrümmtem Blattstiel stimmt mit der var. *normalis* überein ein von Simons in Assam gesammeltes Exemplar. Die Blätter sind jedoch viel grösser als bei den meisten übrigen Exemplaren und ungewöhnlich dünn, und durch die Dichte des Nervennetzes, welches auffallend an *C. zeylanica δ. laurifolia* O. K. erinnert, übertrifft dies Exemplar sogar die var. *glandulosa*. Auch die Blütenstiele sind kürzer und dünner als bei *C. smilacifolia* und halten ungefähr die Mitte zwischen ihr und *C.*

---

1) Siehe E. Stahl, Ueber bunte Laubblätter. — Ann. Buitenz. 13 (1896) S. 175.

zeylanica δ. laurifolia. Es scheint mir daher nicht unmöglich, dass hier ein Bastard zwischen beiden vorliegt. Vielleicht ist dies die *C. smilacifolia* subvar. *naraveliflora* O. K. welche auf ein ebenfalls von Simons in Assam gesammeltes Exemplar des Leidener Herbars begründet wurde, und hiermit würde einer der beiden Beweggründe, welcher Kuntze zur bedingungslosen Vereinigung der Gattungen *Clematis* und *Naravelia* veranlasste, sehr an Gewicht verlieren.

Auch bezüglich der übrigen von Kuntze aufgeführten Übergangsformen zwischen *Naravelia* und *C. smilacifolia*, nämlich *C. zeylanica* var. *apetala* O. K. und *C. naravelioides* O. K. bin ich leider, da sie mir nicht vorgelegen haben, nicht in der Lage, zu entscheiden, ob es allmählich durch Selektion entstandene Zwischenformen oder nur Bastarde sind. Ausser den drei genannten hat schliesslich auch noch *C. smilacifolia α. Munroana* O. K. mit ihrer subvar. *affinis* O. K. den Verdacht in mir rege gemacht, dass wir es hier mit Bastarden zu thun haben, und demjenigen, welcher diese Formen zu untersuchen Gelegenheit hat, wird die Aufgabe zufallen, an die Lösung dieser Frage heranzutreten. Von der echten *C. smilacifolia* weicht var. *Munroana* in verschiedener Hinsicht bedeutend ab und zumal durch ihre ungewöhnlich langen, lineal-spattelförmigen, von der kurzen Anthere durch eine plötzliche Einschnürung abgegliederten Staubfäden erinnert sie lebhaft an Wallich's Abbildung von *C. grata*. Sollte sich diese Vermutung, dass *C. Munroana* Wight ein Bastard von *C. smilacifolia* mit einer Art der Sektion Flammula ist, bestätigen, dann würde zugleich auch die nach Wight's Abbildung nur sehr unbedeutende Verlängerung des Konnektiev's, die Dreiteilung der Blätter und die im Gegensatz zur echten *C. smilacifolia* weisse Farbe der Blumenblätter eine befriedigende Erklärung finden und *C. affinis* Wight würde sich durch ihre nur halb so grossen Blüten und ihre scharf gesägten Blätter als eine Form kennzeichnen, welche einerseits der zur Sektion *Flammula* gehörigen Stammform noch näher steht als *C. Munroana*, andererseits aber in ihren kurzen Staubblättern die nämlichen Organe nach dem Vorbild der *C. smila-*

cifolia ausgebildet hat, welche sich bei *C. Munroana* mehr nach dem Typus der Sektion *Flammula* entwickelt haben. Es sei hier ferner noch darauf hingewiesen, dass *C. smilacifolia γ. petaloidea* O. K. von den Pulneybergen stammt und dass Wight angiebt, die *C. Munroana* auf den Pulneybergen gesammelt zu haben zur selben Zeit, als sie von Munro auf den Nilgherries gesammelt wurde. Da Kuntze nun unter var. *α. Munroana* keine Exemplare von den Pulneybergen aufführt, so ist offenbar das von Kuntze unter var. *γ. petaloidea* aufgeführte Exemplar mit dem von Wight unter *C. Munroana* aufgeführten identisch und hieraus könnte man weiter den Schluss ziehen, das auch var. *γ. petaloidea* mit var. *α. Munroana* von den Nilgherries entweder identisch oder äusserst nahe verwandt ist. Damit würde allerdings die oben ausgesprochene Vermutung, dass *C. Munroana* ein Bastard zwischen *C. smilacifolia* und einer Art der Sekt. *Flammula* ist, an Wahrscheinlichkeit verlieren oder man müsste annehmen, dass die subvar. *naraveliflora* O. K. nicht zu var. *γ. petaloidea* gehöre, der sie von Kuntze untergeordnet wurde.

2. **C. Everettii** Hemsl. in Kew bull. n°. 110 (II. 1896) p 37, durch Everett auf dem Bonthain-Peak in Südwest-Celebes entdeckt, kommt angeblich der *C. smilacifolia* sehr nahe und ist vielleicht nur eine magere Hochgebirgsform derselben. Auf jeden Fall kann die Sechszahl der Kelchblätter nicht als Unterscheidungsmerkmal acceptiert werden, denn auch bei javanischen und britisch-indischen Exemplaren der normalen *C. smilacifolia* sind sechszählige Blüten keine Seltenheit.

3. **C. Zeylanica** (L. 1753) Poir. ampl.; O. K. l. c.

var. **normalis** O. K. l. c. ampl. — *Atragene zeylanica* L., Sp. ed. II (1762) p. 764; Roxb., Corom. 2 (1798) p. 47 t. 188. *C. zeylanica* Poir., Suppl. 2 (1811) p. 296. — *Naravelia zeylanica* D. C., Syst. 1 (1818) p. 167, Pr. 1 (1824) p. 10; Wight and Arn., Pr. 1 (1834) p. 2; Hook. f. and Thoms. l. c. p. 3; Miq. l. c. (1859) p. 2, (1868-9) p. 65 (excl. specim. sumatranis et malacc.?); Thwaites l. c. p. 1; Hook. f. l. c. p. 7 (excl. pl. jav.?); Trimen l. c. p. 2 (excl. pl. malay.?) vix Korth. — *C. zeylanica*

β. glabrescens O. K. l. c. p. 122. — Foliola plerumque cordata, pro longitudine latiora quam in var. *laurifolia*, subtus ubique vel ad nervos robustiores demum griseo-tomentella, saepe dentibus paucis grosse et mutice serrata; staminodia sepalis fere aequalia, clavata.

Die von Korthals auf Sumatra gesammelten Exemplare sowie die von Miquel erwähnten von der Halbinsel Malakka und die von Hook. f. aufgeführten javanischen Exemplare gehören möglicher Weise zur var. *laurifolia*.

Verbr.: Zeylon; indisches Festland, z. B. Bengalen, Seebpore etc. in hedges (Kurz XII 1866), Sikkim (T. Thomson), Assam (Jenkins), Chittagong Hill Tracts (Dr. King's Collector 1887 n°. 619).

var. **laurifolia** (Wall. 1828) O. K. l. c. p. 122 ampl. — *N. laurifolia* Wall.; Hook. f. and Thoms. l. c.; Miq. l. c. (1859) p. 2; Hook. f. l. c.; King l. c. p. 361 excl. syn. Bl. — *N. zeylanica* Korth. l. c. p. 208?, Miq. l. c. (1859) p. 2 et (1868-9) p. 65 quoad specim. sumatrana et malacc.? non aliorum. — *C. zeylanica γ. neglecta* O. K.! et *δ. filipetala* O. K.? l. c. — Foliola basi plerumque ovata vel acuta, raro subcordata, plerumque longiora quam in var. *normali*, glabra(?) vel in nervis robustioribus tantum subtus pilis sparsis minutis appressis obsita, inferiora nonnunquam dentibus paucis grosse et acute serrata, minus abrupte quam in var. *normali* acuminata; staminodia sepalis plerumque multo longiora, clavato-acicularia.

Larut in Perak, clinging to trees of open jungle 300—800′ (Dr. King's Collector II 1883 n°. 4480. — A creepe 30—50′ long. Flower green, petals bright yellow with a silvery white centre (bezieht sich offenbar auf die Karpelle) Fruit green with a silvery fine down); nach Miquel und Hook. f. auf Malakka und Pinang; Java, häufig im Hochwald am Berg Tjibodas bei Tjampea unweit Buitenzorg (Hallier f. 11. II. 1896 n°. 780), am Meere bei Djokjakarta (Junghuhn. — Inl. Name: Ojot Merangan); bei Pandjie im Gebiet von Beliling auf Bali (Teijsmann 2754 H. B.); Westborneo, Berg Blitang (Teijsm. 8498), im Ufergesträuch oberhalb Suka Lanting im Kapúas-

delta (Hallier f. 29 IX 1893 n°. B. 164. — Blumenblätter grün; Staminodien lebhaft gelb; Fruchtschöpfe grau); Celebes, Felsen bei Pangkadjene (Teijsm. 12202), Fels Bulu Bulu bei Pangkadjene (Teijsm. 12348), Fels Sapanang ebendort (Teijsm. 12358).

In Westborneo sah ich die var. *laurifolia* auch noch an den von hohen Bäumen überschatteten Ufern des Tanggi, eines kleinen Seitenflusses des Sambasstromes, wo sie, wie auch am unteren Kapuas, übersäet mit Tausenden von Blüten, durch ihre lebhaft gelben Staminodien schon von weitem die Aufmerksamkeit erregt und die den Fluss beiderseits wie zwischen zwei grünen Mauern einschliessende üppige Vegetation mit langen golddurchwirkten Guirlanden überzieht. Dieser prachtvolle· Anblick spricht wohl überzeugend genug dafür, dass die Staminodien von *Naravelia* als Lockapparat dienen und nicht, wie Prantl [1]) meint, als Honigblätter aufzufassen sind. Eine Absonderung von Honig habe ich nicht wahrgenommen; doch hatte ich freilich unterwegs auch weder die Zeit noch die Mittel zur Bestimmung und eingehenderen Untersuchung der gesammelten Pflanzen.

Nach dem im Buitenzorger Herbar vorliegenden Material lassen sich *Naravelia zeylanica* und *N. laurifolia* recht wohl als besondere Formen von einander unterscheiden; immerhin aber stehen sie einander so nahe, dass man sich ohne Bedenken der Ansicht Kuntze's anschliessen kann, welcher dieselben als gleichwertige Unterarten oder Varietäten einer und derselben Art auffasst. Morphologisch ist die var. *normalis* O. K. gekennzeichnet durch im Verhältnis zu ihrer Länge viel breitere, oft grob gezähnte, unterseits überall oder doch wenigstens auf den stärkeren Nerven graufilzig behaarte Blättchen mit herzförmigen Grunde und durch kurze, keulenförmige, die Blumenblätter an Länge nicht übertreffende Staminodien. Bei den vorliegenden Exemplaren von var. *laurifolia* hingegen sind die Staminodien meist doppelt so lang als die Blumenblätter oder

---

1) Engler und Prantl, Nat. Pflanzenf. 3. 2 (1891) S. 50.

länger, die Blättchen sind im Verhältnis zur Länge viel schmäler als bei var. *normalis* und am Grunde sind sie eiförmig oder selbst zugespitzt und nur selten die grösseren der vegetatieven Region nahezu herzförmig; unterseits auf den Nerven aber finden sich nur verstreute, gerade anliegende, kurze Haare, welche auf die Färbung des Blattes kaum irgendwelchen Einfluss haben. Sieht man nun ferner von den zweifelhaften, möglicherweise zu var. *laurifolia* gehörenden Exemplaren von Malakka, Sumatra und Java ab, welche Miquel und Hooker unter *N. zeylanica* erwähnen, während King diese Form in seine „Materials" überhaupt nicht aufgenommen hat und ein unvollständiges, von Junghuhn auf Java gesammeltes Exemplar oben zur var. *laurifolia* verbracht wurde, dann lassen sich auch geographisch die beiden Formen recht gut von einander scheiden. Während sich nämlich das Verbreitungsgebiet der var. *normalis* von Ceylon bis nach Sikkim, Assam und Chittagong erstreckt, reicht dasjenige der var. *laurifolia* von der Halbinsel Malakka bis nach Bali, Celebes und den Philippinen.

Nur zwei Exemplare der var. *normalis* wollen sich nicht recht in diese Einteilung fügen. Das eine, von Thomson in Sikkim gesammelt, hat zwar die Blattform der echten *N. zeylanica;* der Stengel ist jedoch nur sehr schwach behaart und die Blattunterseite ist nur auf den stärkeren Nerven und auch hier nur sehr spärlich behaart. Das andere hingegen, im botanischen Garten zu Calcutta gezogen, stimmt zwar in der dichten grauen Behaarung der Blattunterseite gut mit der echten *N. zeylanica* überein, ähnelt aber in der Form seiner dünnen, schmalen, am Grunde spitzen Blättchen mehr der *N. laurifolia* und ist vielleicht besser zu *C. dasyoneura* zu rechnen.

Auch die im Hort. Bog. gezogenen Exemplare der *N. laurifolia* stehen einigermassen mit der bisherigen Unterscheidung der beiden Formen in Widerspruch. Denn wenn nur bei *N. zeylanica* grob gezähnte Blätter vorkommen sollen, während die Blätter der *N. laurifolia* allgemein als ganzrandig oder wenigstens niemals als gezähnt beschrieben werden, so trifft dies

für die genannten Exemplare nicht zu. Während nämlich die kleineren Blätter der Blütenregion die gewöhnliche ganzrandige Form der *N. laurifolia* besitzen, sind die grösseren Blätter der vegetatieven Teile in ähnlicher Weise grob gezähnt, wie es oft bei *N. zeylanica* der Fall ist. Nur sind die Zähne, der überhaupt viel spitzeren Form des ganzen Blättchens entsprechend, nicht stumpf, wie bei *N. zeylanica*, sondern sehr scharf.

Immerhin scheinen aber alle diese Abweichungen so selten zu sein, dass es kaum berechtigt ist, sie zu besonderen, den beiden Hauptformen gleichwertigen Varietäten zu erheben. Zumal die Absonderung der var. *neglecta* O. K. von der alten *N. laurifolia* Wall. scheint mir auf sehr schwachen Füssen zu stehen, denn von Celebes bis Malakka liegen, wie aus den obigen Angaben hervorgeht, im Herb. Bog. nur Exemplare vor, welche auf der Unterseite der stärkeren Blattnerven spärlich angedrückt behaart sind, und die Blattform wechselt, wie auch Kuntze selbst schon in seinen Diagnosen zum Ausdruck bringt, je nachdem man die grösseren Blätter der vegetatieven Region oder die kleineren der Blütenregion in's Auge fasst. Wollte man sich also streng an Kuntze's Einteilung halten, so würde von der Wallich'schen Form, welche doch als die ältere der Vorzug verdient, wenig übrig bleiben. Ich stehe daher nicht an, die var. *γ. neglecta* O. K. mit *δ. laurifolia* O. K. und *β. glabrescens* O. K., zu welcher offenbar das vorerwähnte Exemplar von Sikkim gehört, mit *α. normalis* O. K. zu vereinigen, wodurch die Diagnosen dieser beiden Hauptformen in der oben angegebenen Weise modifiziert werden, ohne dass deshalb die obigen Angaben über ihre geographische Verbreitung eine Aenderung erleiden müssten.

Von den übrigen Exemplaren der var. *laurifolia* unterscheiden sich die von mir in Borneo gesammelten durch die ungewöhnliche Länge (bis 15 mm.) der Staminodien. Im lebenden Zustande waren dieselben fleischig angeschwollen und deutlich keulenförmig, wovon jedoch an den scharf über Feuer getrockneten Exemplaren nur noch wenig wahrzunehmen ist. Man kann sie daher recht gut zur var. *δ. filipetala* O. K. rechnen, welche

nach Kuntze auf Sumatra und den Philippinen heimisch ist. Die gedrehten, federhaarigen Teilfrüchtchen zeigen am Grunde eine längliche, völlig glatte, nicht gedrehte und solide Verdickung, die man offenbar als den von verschiedenen Schriftstellern erwähnten Stiel zu deuten hat. Als Unterscheidungsmerkmal gegenüber der gewöhnlichen var. *laurifolia* kann dieser Stiel freilich nicht verwendet werden; denn wenn King die Achänen in der Artdiagnose der *N. laurifolia* als „cylindric, glabrous, with stout sericeous tails" beschreibt, so hat er offenbar den Stiel für die Achäne angesehen. Es ist dies um so befremdender, als derselbe Autor in der aus Hooker's Flora übernommenen Gattungsdiagnose die Achaenen richtig als „long stipitate, with long bearded style" beschreibt. Eine zweite Verwechselung liegt offenbar vor, wenn King das, was er als Petala, andere aber als Staminodien auffassen, richtig als „long linear", aber zugleich irrtümlich als „whitish green" beschreibt. Die letztere Angabe bezieht sich, wie aus der Etikette von King's Exemplar aus Perak zweifellos hervorgeht, auf die Sepala.

An den von Teysmann in Westborneo gesammelten Exemplaren sind zwar keine Blüten vorhanden; im Übrigen aber, und zumal in den gestielten Achänen und in Form, Nervierung und Festigkeit der am Grunde deutlich zugespitzten Blättchen, stimmen sie vollkommen mit den von mir gesammelten überein, sodass man sie wohl ohne Bedenken ebenfalls zur var. *filipetala* rechnen kann.

Von ihnen unterscheiden sich die Exemplare von Celebes durch etwas dichtere Behaarung von Blütenstand und Unterseite der Nerven, durch etwas breitere und kürzere, am Grunde nicht 5-nervige sondern 7-nervige Blättchen, deren 3 mittelste Nerven am Grunde auf eine kurze Strecke mit einander verwachsen sind, und durch fast ungestielte, ungefähr bis zur Anheftungsstelle behaarte und gedrehte Achänen. Durch die letztgenannte Eigentümlichkeit erhält Kuntze's Ansicht, dass der Stiel der Antheren nicht zur Scheidung von *Clematis* und *Naravelia* verwendet werden kann [1]), eine neue Bestätigung.

1) Siehe O. Kuntze a. a. O. S. 87.

Die beiden hier noch nicht besprochen Varietäten Kuntze's, nämlich var. ξ. *brevipetala* und var. η. *pilulifera* haben mir nicht vorgelegen, dürften sich aber bei erneuter Prüfung wohl ebenfalls als unbedeutende Abweichungen der beiden Hauptformen erweisen.

4. **C. dasyoneura** (Korth. 1848) O. K. l. c. p. 123. — *N. dasyoneura* Korth. l. c.; Miq. l. c. (1859) p. 2, (1868—9) p. 65.

Auch von dieser Form, welche nach Kuntze auf Java, Borneo und in Siam vorkommt, haben mir keine authentischen Exemplare vorgelegen. Vielleicht gehört indessen hierher eine von Treub auf der Tenimberinsel Sejra gesammelte Pflanze, die sich weder bei *N. zeylanica* noch auch bei *N. laurifolia* unterbringen lässt. In der herzeiförmigen Gestalt ihrer Blätter hält sie ungefähr zwischen beiden die Mitte, doch entfernt sie sich durch die Kleinheit und die zarte krautige Beschaffenheit ihrer Blätter und die Zartheit des Nervennetzes von diesen beiden ebenso, als sie durch dieselben Eigenschaften mit den Beschreibungen von *C. dasyoneura* harmoniert. Auch die abstehende, zumal auf den stärkeren Nerven sich findende Behaarung der Blattunterseite stimmt gut zu den Beschreibungen der Korthals'schen Pflanze, und nur der herzförmige Blattgrund sowie die 5- ja fast 7-zähligen Nerven stehen zu denselben einigermassen in Widerspruch. Zumal durch die Kleinheit und dünne Beschaffenheit der Blättchen steht diesem unvollständigen Exemplar sehr nahe das oben unter *C. zeylanica* erwähnte des bot. Gartens zu Calcutta; doch unterscheidet es sich durch kaum merklich dickere, am Grunde zugespitzte und unterseits etwas dichter behaarte Blättchen. Ausserdem sind bei ihm die Blütenstände fast ebenso reichblütig wie bei *C. zeylanica*, während sie bei *C. dasyoneura* angeblich armblütig, ja zuweilen selbst einblütig sind.

5. **C. Leschenaultiana** D. C. l. c. (1818) p. 151, (1824) p. 6; Korth. l. c. p. 207; de Vr. l. c. p. 73; Miq. l. c. (1859) p. 3 (excl. syn. Span. et pl. Zoll. et timorensem), (1868—9) p. 66. — *C. acuminata δ. Leschenaultiana* O. K. l. c. p. 167.

var. 1. **grisea** O. K. — *C. Noronhiana* D C. l. c. (1818) p.

151, (1824) p. 6. — Foliola subtus pilis subappressis griseis plerumque rarioribus hirsuta.

Westjava, Pamöngpök am Salak (Arsin 4. X. 1879 n° 19505. — Sund. Name: Lĕtă Hăjăm, d. i. Hühnerzunge), Tjidamar (am Salak? — Dr. Ploem), etwas oberhalb K. B. (Kandang Badak am Gedeh? also über 2350 m., ohne Angabe des Sammlers).

var. 2. **fulva** O. K. (Taf. XX.). — *C. Leschenaultiana* Bl. l. c. p. 2. — *C. fulva* Zoll. et Mor., Verz. (1845—6) p. 35; de Vr. l. c. p. 74; Miq. l. c. (1859) p. 3. — *C. acuminata* subvar. 3. *chrysocarpa* O. K. l. c.. — Foliola subtus pilis densis fulvis patulis substrigoso-hirsuta.

Java (Junghuhn, Kurz), Tjibodas (Scheffer), ziemlich häufig im Urwald daselbst ca. 1400 m. (Hallier 18. I. 1895 n° 743 *a*), am exponierten Rande des Dschungels mit *Solanum auriculatum*, *Sambucus javanica*, *Elettaria* u. s. w. am Eingang in den Garten daselbst über 1400 m. eine Pflanze gefunden (Hallier f. 20. I. 1895 n° 743 *b*), Tjibörröm am Gedeh (Arsin 22. VIII. 1879 n° 19557. — Sund.: Leta Hajam), Telaga Bodas bei Garut (Teysm.? Burck 21. VI. 1891 n° 152), Papandajan ebendort (Hasskarl? VIII. 1853), Tjikoraj (Burck 28. VI. 1891 n° 339), Salak? (Ploem); Bangka (Teysmann).

Aufzeichn. nach der lebenden Pfl. 743 *b*: Ausdauernder Blattstielkletterer; ausgewachsene Blätter krautig, weich, oberseits schwach glänzend, dunkelgrün, unterseits heller, glanzlos, mit gelbgrünem Nervennetz; Blumenblätter 4, braungelb, Antheren von der nämlichen Farbe, Griffel bleichgrün; junge Frucht grün, mit seidig glänzenden Schöpfen. Bei 743 *a*, einem jungen, minder behaarten Exemplar des Waldesschattens, waren Stengel und Blättstiele rot.

Die verschiedene Farbe der Fruchtschöpfe, welche Kuntze zur Aufstellung seiner var. *chrysocarpa* veranlasst hat, hängt wohl nur vom Alter der Früchte ab. In der Jugend sind dieselben an den vorliegenden Exemplaren stets weisslich behaart und erst gegen die Reifezeit nehmen sie eine gelbbraune Färbung an. Auch die Behandlung beim Trocknen mag vielleicht

auf die Farbe der Behaarung von Einfluss sein. Indessen scheint es fast, als ob die spärlicher und mehr grau behaarte var. *grisea* vorzugsweise westlich von dem von Buitenzorg aus zwischen Salak und Gedeh nach dem Süden führenden Thaleinschnitt, die var. *fulva* hingegen häufiger östlich desselben zu finden wäre. Eine scharfe geographische Grenze ist hier aber nicht vorhanden und auch morphologisch lassen sich die beiden Formen nicht scharf von einander scheiden, ebenso wenig wie die sehr veränderliche Bezahnung der Blätter zur scharfen Scheidung von Varietäten verwendet werden kann.

Nach Korthals kommt die Art auch auf Sumatra und nach Miquel, was mir zweifelhaft erscheint, auch auf Amboina vor. Die Kuntze'sche Angabe „Timor" hingegen ist auf einen Irrtum Spanoghe's zurückzuführen, welcher *C. biternata* unter dem Namen *C. Leschenaultiana* beschrieb. Auch im Nilagirigebirge dürfte die Art kaum vorkommen, denn nach allen Autoren vor Kuntze stammen die Leschenault'schen Exemplare von Java her. Es liegt hier zweifellos ein ähnlicher Fall der bei den älteren Sammlern nicht seltenen Ungenauigkeit der Etikettierung vor, wie bei *Elatostema latifolium* Bl., dessen von Lobb gesammelte Exemplare unter gleicher Nummer bald als von Java, bald als von Singapur herrührend bezeichnet wurden, oder wie bei *Boea Commersoni* R. Br., welche lange Zeit als Anwohnerin der Maghellanstrasse und später als Bewohnerin der Seychellen galt, bis Trimen in den Inseln des Bismarckarchipels ihre wahre Heimat erkannte.

Während ich mich im Übrigen der von Kuntze gegebenen Umgrenzung der einzelnen Arten, nicht etwa in Enthaltung eines Urteils, sondern aus positiever Überzeugung, im Wesentlichen anschliessen konnte, bin ich bei dieser Art von Kuntze's Auffassung abgewichen. Wenn schon ihr Vorkommen in Britisch Indien sehr unwahrscheinlich und dementsprechend ihr Verbreitungsgebiet von demjenigen der *C. acuminata* wahrscheinlich durch eine weite, von Sumatra bis Assam reichende Lücke getrennt ist, so ist sie besonders auch morphologisch von dieser scharf geschieden durch ihren um Vieles kräftigeren Wuchs,

ihre starke Behaarung und ihre die doppelte Länge erreichenden Blüten und Früchte. Durch eben dieselben Eigenschaften aber kommt sie der *C. Buchananiana* um ebenso vieles näher, als sie sich dadurch von der *C. acuminata* entfernt, und ich sehe mich daher genötigt, ihr die frühere Selbständigkeit zurückzugeben.

6. **C. aristata** R. Br. (1810) *α.* **glycinoides** (D C. 1818) O. K. l. c. p. 155. — *C. glycinoides* D C. l. c. (1818) p. 5; Benth., Fl. Austr. 1 (1863) p. 7.

Insel Babber (Treub 1893); Timor, Nonbouwn (Teysm. — Inl. Name: Wunwehwah), Oïkabiti (Teysm. — Inl. Name: Non Wanoh). Nach Kuntze auch auf Celebes.

Verbr.: Australien, z. B. Rockingham Bay (F. v. Müller 13339 H. B. und 15106 H. B.), Howe's Island (F. v. Müller 15201 H. B.).

β. **Pickeringii** O. K. l. c. p. 156; Schum. und Hollr., Fl. Kais. Wilh. Land (1889) p. 47.

Neuguinea, Finschhafen. — Nicht gesehen.

7. **C. Vitalba** L. (1753) ampl.; O. K. l. c. p. 99.

β. **Cumingii** O. K. l. c. p. 100. — Philippinen. — Ist mir nur durch Kuntze's Monographie bekannt.

γ. **brevicaudata** O. K. l. c. ex p. demum. — *C. brevicaudata* D C. l. c. (1818) p. 138, (1824) p. 3 teste O. K. — *C. biternata* D C. l. c. (1818) p. 149, (1824) p. 6; Decsne, Herb. Tim. (1835) p. 93; Miq. l. c. (1859) p. 4, (1868—9) p. 67. — *C. Leschenaultiana* Span. l. c. p. 162; Miq. l. c. (1859) p. 3 quoad syn. Span. et pl. timor. tantum non alior.. — *C. Vitalba δ. javana* O. K. quoad pl. timorensem? — Rami glabri vel extimi tantum puberuli; foliola supra glabra vel pilis raris patulis obsita, subtus glabra vel ad nervos praecipue appresse puberula.

Timor, Kupang und Nonbouwn (Teysmann).

*γ.** **Junghuhniana** nob. — *C. Junghuhniana* de Vr. l. c. p. 75. — *C. Leschenaultiana* Miq. l. c. (1859) p. 3 quoad pl. Zoll. tantum non D C. nec Span. — *C. Gouriana β. ternatifolia* Miq. l. c. (1859) p. 4. — *C. grata* Miq. l. c. (1868—9) p. 66

non alior. — *C. Vitalba γ. brevicaudata* O. K. quoad spec. jav.? *δ. javana* O. K. ex p. — Var. *brevicaudatae* simillima, sed praeter distr. geogr. ramis densiuscule et conspicue pubescentibus foliisque supra sparse et appresse puberulis, subtus ubique etsi ad nervos densius appresse pubescentibus diversa.

Ost- und Mitteljava, z. B. Djokjakarta (Junghuhn. Inl. Name: Merangan), Java ohne nähere Standortsangabe (Junghuhn, aus dem Herb. L. B. unter dem Namen *G. Junghuhniana* de Vr., offenbar das von de Vriese angeführte Exemplar von Djokjakarta), 5 scandens in Javae orientalis collibus satis frequens (Zollinger IX 1844 n° 2243 unter dem Namen *C. Leschenaultiana* DC.).

δ. **javana** O. K. l. c. ex p.; Schum. u. Hollr., Fl. Kais. Wilh. Land (1889) p. 47. — *C. javana* DC. l. c. (1818) p. 152, (1824) p. 7; de Vriese l. c.; Miq. l. c. (1859) p. 4. — *C. Gouriana* var. *malaiana* Miq. l. c. (1868-9) p. 66. — *C. Gouriana* Hook. f. l. c. p. 4 quoad syn. DC. et pl. jav. tantum; King l. c. p. 360 quoad syn. DC. tantum. — Tota planta praeter foliolorum faciem superam pube brevi, sed densa patula cinerascens; foliola supra pilis minutis oblique patulis proversis densiusculis molliter pubescentia.

Besonders häufig in Westjava, doch auch in Mittel- und Ostjava nicht fehlend, z. B. ohne nähere Standortsangabe (Junghuhn unter dem Namen *C. Junghuhniana* de Vr. — Vielleicht liegt hier eine Etikettenverwechselung vor, wonach dies das von de Vriese unter *C. javana* erwähnte Exemplar von Pekalongan sein würde), Bandong (Hasskarl), Garut (Burck n° 29), Berg Telaga Bodas bei Garut (Teijsm. 1413 H. B., Burck 21 VI 1891 n° 158), Berg Wilis in Madiun (ohne Angabe des Sammlers), 5 scandens in fruticetis prope Pradjikan prov. Panarukan (Zoll. 1. VI 1845 n° 2928 Z. M. — „Sepala albida"); Neuguinea, Finschhafen (Hollrung 1887 n° 471).

*δ.** **mollissima** var. nov. — Var. *javanae* proxima, sed praeter distr. geogr. tomento longiore et densiore bene distincta. Rami dense, extimi densissime tomentosi; folia ternata vel suprema interdum simplicia; foliola subtus

longinscule et dense griseo-vel flavido-tomentosa, supra iuniora dense et patule hirsuta, seniora secus nervos tantum flavido-hirsuta.

Südwest-Celebes, Lokka bei Bonthain (Teijsm. 13960).

Bei beiden Teijsmann'schen Exemplaren der var. γ. *brevicaudata* sind Blatt- und Blütenstiele spärlich angedrückt behaart. Während aber an dem Exemplar von Kupang die Blattoberseite meist mit spärlichen, schräg abstehenden Haaren besetzt und die Unterseite völlig glatt ist, erstreckt sich umgekehrt an dem Exemplar von Nonbouwn die Behaarung der Blattstiele auch auf die Unterseite der Nerven, während die Oberseite der Spreite jeder Behaarung entbehrt. Noch viel stärker behaart sind offenbar diejenigen Exemplare, welche Spanoghe und Miquel vorgelegen haben. Es sind wohl dieselben, welche Kuntze bestimmten, den Verbreitungsbezirk der var. *javana* auch auf Timor auszudehnen. Ausserhalb Timor's gesammelte Exemplare von *C. biternata* DC. sind mir nicht bekannt geworden, und wenn schon De Candolle ihr Verbreitungsgebiet bis nach Japan und Cochinchina ausdehnt, so erklärt sich dies daraus, dass er mit ihr *C. virginica* Thumb. und *C. Virginiana* Lour. vereinigt, welche von Kuntze zu *C. recta* und *C. aristata* [1]) verbracht wurden. Auch De Candolle haben also im Pariser Herbar wohl nur Exemplare von Timor vorgelegen und dies sind augenscheinlich dieselben, deren Blätter Decaisne im Gegensatz zu De Candolle, der sie schlechtweg als „glabra" bezeichnet, als „glabra, praeter ad basin pube rara inspersa" beschreibt. Hiermit fällt aber Kuntze's die geographische Verbreitung und die Art und Stärke der Behaarung völlig unberücksichtigt lassende, ausschliesslich auf Vorhandensein oder Fehlen von Behaarung sich gründende Unterscheidung der var. *brevicaudata* und var. *javana* in nichts zusammen. Im Besonderen scheint mir die Vereinigung der chinesischen *C. brevicaudata* DC. mit der timoresischen *C. biternata* DC. noch der Bestätigung zu bedürfen. Denn wenn schon die weite Entfernung

1) Kuntze a. a. O. S. 201.

der beiderseitigen Verbreitungsgebiete die Identität der beiden Formen in hohem Grade zweifelhaft erscheinen lässt, so lassen sich ferner auch die in De Candolle's Systema gegebenen Diagnosen nicht völlig mit einander in Einklang bringen. Während nämlich *C. brevicaudata* ihren Namen den geraden, nur 3—4 Linien langen Fruchtschöpfen zu danken hat, sind die letzteren bei den Teijsmann'schen Exemplaren der *C. biternata* 3—5 cm. lang und schlangenförmig hin und her gewunden, was mit De Candolle's Angabe „pericarpia in caudam longam producta" gut übereinstimmt. Es ist allerdings die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass De Candolle die Früchte der *C. brevicaudata* nur in jugendlichem Entwickelungszustand vorgelegen haben und ich behalte daher in Ermangelung zuverlässigen Beweismaterials für unsere Pflanze von Timor noch den Kuntze'schen Namen var. *γ. brevicaudata* bei.

Nach dem Material des Herb. Bog. liesse sich allenfalls noch die durch Kuntze mit *C. javana* vereinigte ostjavanische *C. Junghuhniana*, deren spärlicher behaarte Formen es offenbar gewesen sind, welche Kuntze veranlassten, das Verbreitungsgebiet der *C. biternata* (bezügl. *brevicaudata*) auch auf Java auszudehnen, noch zur letzteren rechnen, wodurch die weite Lücke zwischen dem Verbreitungsgebiet der *C. biternata* und dem der *C. brevicaudata* notdürftig überbrückt würde. Indessen unterscheidet sich die ostjavanische Form durch deutlich grau behaarte Zweige und unterseits stets auf der ganzen Fläche behaarte Blätter und unter Mitberücksichtigung der pflanzengeographischen Thatsachen halte ich sie daher in Anlehnung an Miquel gesondert.

Von beiden Formen, der timoresischen *C. biternata* sowohl wie von der ostjavanischen *C. Junghuhniana*, unterscheidet sich die hauptsächlich Westjava bewohnende *C. javana* durch die starke, schräg abstehende filzige Behaarung der Blattunterseite und die dichtere Behaarung der Zweige und Blütenstände, welche die ganze Pflanze in einem gelbgrauen Gewande erscheinen lässt. Auch für diese Form scheint Kuntze wieder, wenngleich sich freilich das Exemplar von Neuguinea von den

javanischen nicht im geringsten unterscheidet und daher ein rätselhaftes Beispiel von sporadischer Verbreitung liefert, die geographischen Grenzen zu weit genommen zu haben. Denn nachdem wir soeben bereits die ostjavanische *C. Junghuhniana* und die timoresischen Exemplare von ihr abgesondert haben, lassen sich vielleicht auch die von Kuntze erwähnten Exemplare von den Philippinen und von Nepal als zu anderen Varietäten gehörig erweisen.

Vielleicht lässt sich überhaupt eine schärfere geographische Abgrenzung der einzelnen Abarten erzielen, wenn man mehr Gewicht auf die Form und Gliederung der Blätter wie auf die doch oft nur durch lokale Einflüsse bedingte Behaarung legt. Die vier mir vorliegenden Formen des Archipels würden sich unter diesem Gesichtspunkte als eng zusammengehörig erweisen und von den in Britisch Indien heimischen, in's Besondere von *C. Gouriana* Roxb. und *C. grata* Wall., auch geographisch scharf scheiden. Gegenüber der ersteren nämlich sind die malaiischen Formen leicht kenntlich durch ihren kräftigeren Wuchs, dickere Zweige, grössere Knospen und viel breitere, grobgesägte oder gelappte, meist mehr oder weniger behaarte Blättchen, während sie von der letzteren neben der meist reicheren Gliederung ihrer Blätter auch durch die viel weniger tiefen Einschnitte und die stumpfere Bezahnung der einzelnen Blättchen abweichen.

Von Prantl [1]) wird *C. biternata* DC. irrtümlich in die Verwandtschaft der durch diöcische Blüten und hohle Stengel ausgezeichneten madagassischen Arten *C. saxicola* Bojer und *C. Hoffmanni* Vatke verbracht. Bei allen im Herb. Bog. vorliegenden Exemplaren aus dem Verwandtschaftskreis der *C. Vitalba* ist der Stengel soliede, und die Blüten der von Timor stammenden Exemplare des Gartens sind, wie auch in allen früheren Beschreibungen der *C. biternata* richtig angegeben wird, hermaphrodit. Auch durch eine Verwechselung mit der zweiten auf Timor vorkommenden Art, nämlich *C. aristata*, liesse

---

1) Prantl in Engler, Jahrb. 9 (1888) S. 260.

sich PRANTL's Irrtum nicht erklären, denn diese besitzt ebenfalls soliede Stengel und zweigeschlechtige Blüten. Hingegen beruht es wohl ohne Zweifel auf Verwechselung mit *C. biternata*, wenn PRANTL [1]) als Fundort der japanischen *C. apiifolia* auch Timor erwähnt.

1) PRANTL a. a. O. S. 259.

Buitenzorg, den 12 VI 1896.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Taf. XVIII.

Fig. 1. *Clematis smilacifolia* WALL. subvar. *coriacea* O. K., nach einem Herbarexemplar in $\frac{2}{3}$ natürl. Grösse. Am Stengel sieht man 5 Anschwellungen.

Taf. XIX.

Fig. 1. *Clematis smilacifolia* WALL. δ. *glandulosa* O. K., Blatt von unten gesehen, in nat. Gr. nach Herbarmaterial.

Fig. 2. *Clematis smilacifolia* WALL. f. *picta* HALLIER f., Zweigstück in nat. Gr. nach der lebenden Pflanze; die Blätter von oben gesehen.

Taf. XX.

Clematis Leschenaultiana DC. var. *fulva* O. K., nach Herbarmaterial.

Fig. 1. Zweig in $\frac{1}{5}$ nat. Gr. mit Blüten- und jungen Früchten, das Blatt von der Unterseite, nach dem Exemplar von Tjibodas n° 743 b.

Fig. 2. Reife Frucht in nat. Gr.

Fig. 3. Einzelne Achäne in nat. Gr.

Fig. 4. Staubblatt in $\frac{1}{1}$ nat. Gr.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE MECHANISCHE WIRKUNG DES REGENS AUF DIE PFLANZE

NEBST BEOBACHTUNGEN UND BEMERKUNGEN ÜBER SECUNDÄRE REGENWIRKUNGEN

VON

J. WIESNER.

Einleitung.

Die extremen im heiss-feuchten Tropengebiete herrschenden Regenverhältnisse und die anscheinend grosse Kraft, mit welcher in jenen Gegenden die Wassermassen niederfallen, haben bereits mehrere Botaniker veranlasst, das Verhalten der tropischen Gewächse gegenüber diesen, wie es scheint, sehr gewaltthätigen Angriffen zu studieren.

Unabhängig von einander fanden Jungner [1]) und Stahl [2]), dass die Gestalt des tropischen Laubblattes dasselbe befähigt, die auffallenden Regenmassen rasch abzuleiten. Besonders die eingehenden Untersuchungen Stahl's haben die Bedeutung des schmal auslaufenden oberen Blattendes, der „Träufelspitze" für rasche Ableitung des Regenwassers klargelegt und gezeigt, dass noch andere Einrichtungen des tropischen Laubblattes, namentlich die vollkommene Benetzbarkeit der oberen Blattfläche, im Dienste der schnellen Wasserabfuhr stehen.

Jungner erblickt in diesen Einrichtungen zum raschen Abfluss

---

1) Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regnerischen Kamerungebirge. Botanisches Centralblatt Bd 47 (1891) Nr. 12.

2) Regenfall und Blattgestalt. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. T. XI (1893). p. 98—181.

des auffallenden Regenwassers Mittel, um die Blattoberfläche rein zu spühlen von kleinen Thieren, deren Eiern und Excrementen, ferner von Sporen, welche bei gleichzeitiger Gegenwart thierischer Absonderungsproducte in ihrer Entwicklung so gefördert werden würden, dass durch eine zu starke Entfaltung einer epiphyllischen Vegetation das Laubblatt Schaden leiden müsste [1]).

Stahl, dem bei Niederschrift seiner Abhandlung Jungner's Arbeit bereits vorlag, wiederspricht der eben kurz skizzirten Ansicht nicht; er betrachtet diesen Abspühlungsprocess aber mehr als etwas secundäres, und sieht in den genannten Einrichtungen des tropischen Laubblattes in erster Linie Mittel, um eine rasche Entlastung des dem heftigen Tropenregen ausgesetzten Laubes von dem wenigstens augenblicklich reichlich angesammelten Wasser herbeizuführen.

Beide Arbeiten, namentlich die ausführlichen Untersuchungen Stahl's haben eine Fülle interessanter, zu weiteren Forschungen anregenden Thatsachen zu Tage gefördert.

Während meines Aufenthaltes in Java (November 1893—Februar 1894) habe ich mich unter anderem [2]) auch mit der

1) l. c. p. 355.

2) Da die im Buitenzorger Botanischen Institute ausgeführten Untersuchungen gewöhnlich in diesen Annalen veröffentlicht werden, man also Buitenzorger Studien gewöhnlich hier sucht, ich mich aber verpflichtet fühlte, den Haupttheil meiner dort ausgeführten Arbeiten in den Schriften der Kaiserl. Akadem. der Wiss. zu Wien zu publiciren, so dürfte es vielleicht nicht unpassend sein, an dieser Stelle die auf meine Buitenzorger Studien gestützten, bisher bereits im Drucke erschienenen Arbeiten namhaft zu machen.

Die Hauptaufgabe, welche mich dort beschäftigte, betrifft den Vergleich des Lichtgenusses der Buitenzorger Vegetation mit jenem anderer Gebiete. Ich veröffentlichte hierüber: Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wiss. Math. Nat. Cl. Bd. 167, I Abth. (1895) p. 605—711. Untersuchungen über das photochemische Klima von Wien, Cairo und Buitenzorg. Unter Mitwirkung von Dr. Figdor, Dr. Krasser und Dr. Linsbauer. Denkschriften der Wiener Akademie. Bd. 64 (1896) p. 73—166.

In der Sitzungsber. der Wiener Akademie veröffentlichte ich ferner unter dem Gesammttitel »Pflanzenphysiol. Mittheilungen aus Buitenzorg":

I. Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse Bd. 103 (1894) p. 9—22.

II. Beobachtungen über Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls tropischer Gewächse. Ebenda, p. 22—29.

III. Ueber den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse. Ebenda, p. 170—191.

Wirkung des Regens auf die Pflanze beschäftigt, nachdem ich schon vorher in Europa die erforderlichen Vorstudien gemacht hatte.

Wenngleich meine Regenstudien die Arbeiten Jungner's und Stahl's in einigen Punkten berühren, so waren es doch schon von vornherein andere als die eben kurz angedeuteten Probleme, mit welchen ich mich zu beschäftigen vorhatte.

Erstlich wollte ich untersuchen, welchen Widerstand das Blatt rücksichtlich seiner Vitalität continuirlichem Regen entgegensetzt, sodann wollte ich die mechanische Kraft des tropischen Regens durch messende Versuche feststellen, um die factische Wirkung des Regens auf die Pflanze genauer, als dies durch den blossen Augenschein möglich ist und als es bisher überhaupt geschah, beurtheilen zu können.

Diesem letzten Gegenstande ist die vorliegende Abhandlung gewidmet. Meine auf das zuerst bezeichnete Problem bezugnehmenden Untersuchungen sind in zwei hier namhaft gemachten Schriften bereits veröffentlicht worden. Da ich aber in der folgenden Darstellung mehrfach auf diese Untersuchungen reflectiren muss, so erscheint es mir nothwendig, die hauptsächlichsten diesbezüglich gewonnenen Resultate hier kurz zusammenzufassen.

Die Regenmenge, welche eine bestimmte Pflanze erträgt, ohne zu Grunde zu gehen, ist innerhalb bestimmter Grenzen constant, und die eine Art oder Varietät kann sehr grosse, eine andere nur geringe als Regen dargebotene Wassermengen ertragen. Es sind besonders die Laubsprosse der Pflanzen, welche in dieser Beziehung grosse Unterschiede zeigen, während dies bei den Wurzeln, wie ja schon die Wasserculturen lehren, weniger oder nicht der Fall ist.

IV. Vergleichende physiologische Studien über die Keimung europäischer und tropischer Arten von *Viscum* und *Loranthus*. Ebenda, p. 401—437.

V. Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse. Ebenda, p. 626—664. Mit drei Tafeln.

In den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft erschien:

Ueber die Epitrophie der Rinde und des Holzes bei den Tiliaceen und Anonaceen. Generalversammlungsheft, 1894. p. 93—96.

Dementsprechend unterscheide ich ombrophobe und ombrophile Pflanzen, beziehungsweise Laubsprosse [1]).

Ombrophobe Organe sind diejenigen, welche von etwaigen Schutzmitteln (z. B. einem Wachsüberzüge der Oberhaut) abgesehen, ihrer Substanz und ihrem Baue nach der continuirlichen Wirkung des auffallenden Wassers keinen oder nur einen geringen Widerstand entgegensetzen.

Trotz ihrer Schutzmittel (Wachs- und Haarüberzüge) gehen sie in verhältnissmässig kurzen Zeit, oft schon nach wenigen Tagen zu Grunde, wenn sie, unter sonst günstigen Vegetationsbedingungen, der continuirlichen Wirkung einer Traufe ausgesetzt sind.

Wenn ombrophobe Pflanzen kein Schutzmittel gegen den Regen ausgebildet haben, so gehen sie ausserordentlich rasch zu Grunde.

Es giebt aber Pflanzen mit — ihrer substantiellen Beschaffenheit nach — ombrophobem Charakter, welche so vollkommene Regenschutzmittel ausgebildet haben, dass sie selbst starke, lange anwährende Regen unbeschadet ertragen. Das ausgezeichnetste Beispiel einer solchen Pflanze ist *Mimosa pudica*, welche ich nach dieser Richtung in Buitenzorg genau studirt habe. Die Blättchen dieser Pflanze sind allerdings mit einem zarten Wachsüberzuge versehen, welcher aber, wenn er frei läge, durch den starken Regen baldigst abgewaschen werden würde. Es steht aber die *Reizbarkeit der Blätter dieser Pflanze im Dienste des Regenschutzes*: das gereizte Blatt deckt seine Blättchen gegenseitig derart, dass erstlich dieser Wachsüberzug durch den Regen nicht weggewaschen werden kann, und dass zwischen dieselben überhaupt kein Wasser eindringen kann. Untersucht man dem stärksten Tropenregen ausgesetzt gewesene Blättchen der *Mimosa pudica*, so findet man, dass sie vom Regen nicht benetzt werden. Ein gereiztes, unter Wasser getauchtes Blatt lässt selbst nach 24 Stunden kein Wasser zwischen die Blättchen treten.

---

1) Wiesner, über ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. Sitzungsber. der Wiener Akademie der Wiss. Bd. 102 (1893).

Ombrophile Organe besitzen eine sofort benetzbare Oberfläche: das Wasser kann von hier aus in das betreffende Organ eintreten; solche Organe können Wochen, ja Monate lange continuirliche Traufe ertragen. [1])

Der Unterschied zwischen ombrophoben und ombrophilen Organen scheint in erster Linie in deren substanzieller Beschaffenheit begründet zu sein. Da erstere in zerkleinertem Zustande viel rascher in Fäulniss übergehen als letztere, so ist es nämlich sehr wahrscheinlich, dass fäulnisswidrig wirkende, in den Geweben der ombrophilen gebildete Stoffe (ätherische Oele, Gerbstoffe etc.) den ombrophilen Charakter bedingen. Thatsächlich sind Pflanzentheile, welche reich an derartigen Substanzen sind, in hohem Grade ombrophil. Beispielsweise blieben Blätter verschiedener *Cinnamomum*- und *Caryophyllus*-Arten, welche ich im Buitenzorger Laboratorium in faulendem Wasser liegen liess, wochen- ja einzelne monatelange intact.

Zwischen ombrophoben und ombrophilen Pflanzen bestehen selbstverständlich nur graduelle Unterschiede, und ich konnte auch nachweisen, dass selbst ein und dasselbe Organ, je nach dem Entwicklungszustande im verschiedenen Grade ombrophil beziehungsweise ombrophob ist. Auf der Höhe der grossen Periode wird — nach den bisher angestellten Beobachtuugen zu urtheilen — die grösste Ombrophilie erreicht, während vordem und nachher die Ombrophilie geschwächt erscheint. So ist z. B. das junge mit einem Fettübergang versehene vertical herabhängende Blatt von *Amherstia nobilis* ombrophob, ausgewachsen und mehr oder minder flachliegend wird der Fettüberzug durch den Regen beseitigt und es stellt sich ein ausgesprochen ombrophiler Charakter des Blattes ein.

---

1) Meine noch in Wien vor meiner Abreise nach Buitenzorg ausgeführten Experimente ergaben u. a., dass *Tradescantia guyanensis* durch 62 Tage continuirliche Traufe erträgt. Der Versuch wurde wegen meiner Abreise abgebrochen; ich gab aber den Auftrag, die Traufe so lange auf diese Pflanze wirken zu lassen, als diese es erträgt, und den Zeitpunkt des Absterbens zu notiren. Als ich von der Reise zurückkam fand ich die Pflanze, welche von Mai 1893 bis zum April 1894 fortwährend beträufelt wurde und sich stets in vollkommen nassem Zustande befand, noch lebend und anscheinend ganz gesund vor.

Aber auch die klimatischen Verhältnisse können entweder schon in der Individualentwicklung oder im Laufe mehrerer Generationen den diesbezüglichen Charakter des Laubes ändern, so dass eine Anpassung an die Niederschlagsverhältnisse des neuen Wohnortes sich einstellt, worüber in einem späteren Capitel noch abgehandelt werden wird.

Im grossen Ganzen sind die Pflanzen trockener Gebiete ombrophob, die feuchter Gebiete ombrophil. Durch Anpassung kann es gesehehen, dass ombrophobe Pflanzen auch in feuchten Gebieten fortkommen oder, sogar gedeihen und durch besondere Einrichtungen befähigt werden, selbst mit ausgesprochen ombrophilen Gewächsen zu concurriren, wofür *Mimosa pudica* ein ausgezeichnetes Beispiel liefert.

In der vorliegenden Abhandlung wird nach einer kurzer Darlegung der herrschenden Ansichten über die mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze zunächst die mechanische Kraft des fallenden Regens auf Grund genauer Experimente dargelegt werden [1]); sodann finden jene mechanischen Eigenschaften der Pflanzentheile, welche beim Regenfall zur Geltung kommen, die mir zweckentsprechende Erörterung. Schon aus dem Vergleich dieser Verhältnisse wird sich die voraussichtliche directe mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze ableiten lassen. Es folgen hierauf die von mir in Europa und auf Java angestellten Beobachtungen über die factische Wirkung des Regens, wobei zwischen directer oder pimärer und indirecter oder secundärer Einwirkung des Regens auf die lebende Pflanze unterschieden werden wird.

---

1) Dieser physikalisch-meteorologische Theil meiner Untersuchung is bereits veröffentlicht worden. Die betreffende Abhandlung, deren Ergebnisse weiter unten nur so weit mitgetheilt sind, als zum Verständniss des vorliegenden physiologischen Theiles meiner Arbeit mir erforderlich erscheint, wird an entsprechender Stelle citirt.

ERSTES CAPITEL.

BISHERIGE ANSICHTEN UEBER DIE DIRECTE MECHANISCHE WIRKUNG DES REGENS AUF DIE PFLANZE.

Die herrschende Meinung über die directe mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze lautet wohl dahin, dass die Gewalt des in den Tropen niederfallenden Regens eine so beträchtliche sei, dass mehr oder minder starke Schädigungen der Gewächse zu den gewöhnlichen Vorkommnissen im Pflanzenleben der Tropenwelt gehören. Die berufensten Botaniker, welche im Tropengebiete durch eigene Beobachtungen sich ein Urtheil hierüber zu bilden in der Lage waren, haben sich in dem genannten Sinne ausgesprochen, gegentheilige Meinungen sind mir weder durch die Litteratur noch auf anderem Wege bekannt geworden.

Am anschaulichsten wurde die herrschende Ansicht über die Wirkung der starken Tropenregen von STAHL zum Ausdrucke gebracht. Er sagt hierüber [1]) folgendes: „Wie allgemein bekannt, fällt bei der grossen Mehrzahl der Tropenpflanzen das Austreiben neuer Triebe in den Beginn der Regenzeit, welche in dieser Beziehung unserem Frühling entspricht. Fast täglich gehen dann [2]) Regengüsse nieder, von denen man trotz aller Beschreibung sich keine richtige Vorstellung zu bilden vermag, wenn man nicht selbst das Prasseln der schweren Regentropfen auf dem Laubdach der Tropenbäume gehört und die Verwüstungen gesehen hat, welche die wolkenbruchartigen Niederschläge häufig hervorrufen. Tausende von Blüthen, altes und junges Laubwerk, ja ganze Aeste liegen nach starken Regengüssen auf dem Boden umher. Es leuchtet ein, dass die jungen, in Entwicklung begriffenen Blätter der Bäume jener Regionen in weit

---

1) l. c. p. 149.

2) D. i. im Anfange November (Beginn des N. W. Monsun). Die Regenmenge und die Zahl der monatlichen Regentage steigert sich aber bis Januar und ist im Februar noch grösser als im November. Siehe »die Regenwaarnemingen van Nederlandsch-Indië", herausgegeben von Dr. J. P. VAN DER STOK, Batavia. Bd. XI, 1890.

stärkerem Maasse gefährdet sind als die unserer einheimischen Gewächse. Zerreissung und Zerschlitzung der jungen Sprosse oder gar völlige Abtrennung unter der Macht der fallenden Tropfen wird das Loos der Blätter sein, die nicht von zureichend fester Beschaffenheit oder durch die Lage der Sprosse gegen den Regenfall geschützt sind." [1])

Ein treffendes Bild des heftigen Tropenregens hat auch G. Haberlandt in seinem anregend geschriebenen, sehr bekannt gewordenen Buche, „Eine botanische Tropenreise" [2]) gegeben. U. a. bemerkt der Autor, dass nach den ihm an Ort und Stelle gewordenen Äusserungen, jene Pflanzenarten, welche die Blumenbeete unserer heimischen Gärten zieren, deshalb nicht in Buitenzorg fortkommen, weil diese Gewächse von den heftigen Regen niedergeschmettert werden würden.

Ich werde meine diesbezüglichen Beobachtungen weiter unten mitteilen und will hier nur bemerken, dass ich schon bei früherer Gelegenheit [3]) darauf hinwies, dass doch wohl vornehmlich der vorwiegend ombrophobe Charakter der meisten in unsern Gärten cultivirten „Blumen" die Ursache sein dürfte, weshalb dieselben dem regenreichen Tropenklima nicht Stand zu halten vermögen. Directe Versuche mit krautigen Pflanzen haben, wie ich weiter unter zeigen werde, gelehrt, dass dieselben ohne Schaden die mechanische Wirkung des heftigsten Tropenregens aushalten. —

Es seien hier noch die nach Stahl's Darstellung anschaulichsten directen mechanischen Regenwirkungen exemplificirt. Zur Herstellung grosser, dem Regen nicht ausweichenden Blattspreiten, sagt der Autor [4]), ist ein beträchtlicher Materialaufwand erforderlich. Blattgebilde mit grossen Spreiten, welche dem Regendruck nicht elastisch ausweichen können, sind bei starken Regengüssen nach der Meinung Stahl's grossen Gefahren ausgesetzt, z. B. die Blattspreiten des epiphytischen *Asplenium nidus*,

1) S. auch Stahl, l. c. p. 99 und 122.

2) Leipzig 1893, p. 82.

3) In der unter citirten Abhandlung: Beiträge zur Kenntnis des tropischen Regens, p. 1397.

4) l. c. p. 157.

welche in den westjavanischen Bergwälder eine Länge von mehr als zwei Meter erreichen. „Nach jedem besonders starken Regenguss fallen nämlich einzelne der *Nidus*-Trichter von den Baumzweigen, Lianen oder Baumwurzeln herunter, um auf dem düsteren Waldesgrunde langsam zu vermodern. Nur diejenigen Exemplare, welche im Schutze des Laubdaches an den Baumstämmen selbst befestigt, an welcher sie oft zu mehreren übereinander gleich Krausen angebracht sind, erreichen die erwähnten gewaltigen Dimensionen. Die bei der besondern Lebensweise dieses Farns für die Wasserzuleitung zu den Wurzeln und die Ansammlung von Pflanzenresten und Thierexcrementen vortheilhafte Einrichtung der steifen, wegen ihres knorpeligen Randes nur schwer zerschlitzbaren Blattspreiten führt also häufig den Untergang der ganzen Pflanze herbei."

Stahl [1]) hält es für wahrscheinlich, dass die grossen Musablätter nicht nur, wie bekannt, durch die Gewalt des Windes, sondern auch durch heftige Regengüsse zerschlitzt werden können. Die eigentliche Heimath finden die wilden Bananen in Bergwäldern, in Hohlungen und Thalsenkungen, also an windstillen Orten. Derartig situirte Individuen von nicht näher bezeichneten *Musa*-Arten hat Stahl zuweilen mit zerschlitzten Blattspreiten angetroffen und vertritt die Meinung, dass heftige Regenfälle die Ursache der Zertheilung der Blätter gewesen seien.

Von besonderer Wichtigkeit in unserer Frage sind Beobachtungen über die durch den Regen erfolgende Zerschlitzung der Blätter der südamericanischen *Heliconia dasyantha* Koch und Bouché, welche in Buitenzorg von G. Karsten angestellt wurden. Stahl [2]) berichtet über diese Beobachtungen wie folgt. Aus den Beobachtungen des Herrn Dr. G. Karsten geht hervor, „dass die Zerschitzung der Spreiten unter dem Anprall der Regentropfen erfolgt. Die Zerreissung, die einer Seitenrippe entlang stattfindet, beginnt in der Mitte zwischen Rand- und Hauptrippe des Blattes und zwar geht sie zunächst von der Unterseite der Lamina aus, deren Oberhaut stets dicht einem Nerven entlang

1) l. c. 156.
2) l. c. p. 159.

gesprengt wird. Die im intacten Blatte vorhandenen Spannungen verdanken ihre Entstehung dem frühzeitigen Absterben eines schmalen Randstreifens zur Zeit, wo die gesammte Mittelrippe der Blattspreite noch nicht völlig ausgewachsen ist. Die Spannungen verrathen sich schon äusserlich durch mehr oder weniger deutliche Krümmungen der Spreite und sind so stark, dass schon der Anprall weniger grosser Regentropfen genügt, um die Lamina zum Platzen in einzelne, sich entweder gleich oder auch erst später vollständig von einander trennende, Streifen zu bringen. Werden die Pflanzen durch ein Dach gegen den Tropfenfall geschützt, so bleiben die Spreiten der neu entfalteten Blätter ganz, auch wenn sie dem Einfluss des Windes ausgesetzt sind. Von den Einzelbeobachtungen Dr. Karsten's theile ich bloss Folgendes mit: Eine eingetopfte Pflanze mit unversehrten Blattspreiten wurde einem bei völliger Windstille eingetretenen Regen, der mit grossen, schweren Tropfen begann, ausgesetzt. Schon nach 1—2 Minuten war die eine Hälfte eines bis dahin ganz intacten Blattes mit sechs bis zur Mittelrippe reichenden Rissen versehen."

Die nach Stahl's Meinung durch den Regen factisch hervorgebrachten Zerschlitzung der Blätter von *Musa* und *Heliconia* bringen nach seiner Ansicht der Pflanze keinen Schaden. Vielmehr „ist die Zerschlitzbarkeit ein nützliches Correctiv der bei der saftigen Beschaffenheit der ganzen Pflanze übermässig grossen Spreitenausdehnung." [1])

Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass Stahl zur richtigen Beurtheilung der factischen Regenwirkung auf die Pflanze die Erledigung der Frage über die mechanische Kraft des Regens für sehr wichtig hält; nach Informationen, welche er durch das Studium der meteorologischen Litteratur und durch Befragen der berufensten Autorität erhielt, gelangte er zu dem Resultate, dass, abgesehen von einer anonym herausgegebenen theoretischen Untersuchung [2]), welche übrigens zur Beantwortung der von Stahl

1) l. c. p. 160. S. auch die weiteren Ausführungen auf p. 160—162.

2) Vitesse de chute des gouttes de pluie et des grêlons. La nature 1892 p. 202. In dieser Notiz rechnet der Anonymus, ohne ein Experiment zu Rathe zu ziehen

direct gestellten Fragen nicht ausreicht, nichts Einschlägiges veröffentlicht wurde. Diese Fragen, deren Beantwortung mit Rücksicht auf die Kenntniss des Verhaltens der Pflanze zum Regen nach STAHL von höchster Wichtigkeit wären, lauten: Wie gross ist der Stoss, den die fallenden Regentropfen ausüben? Wie gross ist der Druck, der durch die rasch aufeinanderfolgende Stösse der niederfallenden Regentropfen auf die zur Fallrichtung senkrechte Flächeneinheit ausgeübt wird? [1]).

Die Ansichten über die directe mechanische Wirkung des fallenden Regens auf unsere Vegetation scheinen getheilt zu sein. Während FRANK [2]) angiebt, dass durch heftige Platzregen Blüthen und kleinere Blätter factisch abgeschlagen werden, und als nächste Veranlassung des Lagerns des Getreides oft Wind und Regen betrachtet werden müssen [3]), berücksichtigt SORAUER in dem den schädigenden atmosphärischen Einflüssen auf die Pflanze gewidmeten Capitel seines Werkes über Pflanzenkrankheiten [4]) den Regen gar nicht, wohl aber Hagel und Wind, und führt das Lagern des Getreides auf Etiolement der unteren Stengelglieder zurück, welche das Gewicht der reifenden Früchte nicht zu tragen

---

die Geschwindigkeit und lebendige Kraft fallender Regentropfen und Hagelkörner unter den Annahmen: Dichte des fallenden Körper = 1, Temperatur = 15° und Luftdruck = 750 mm., nach folgenden Formeln, in welchen a den Durchmesser der als Kugeln angenommenen Tropfen beziehungsweise Körner, in Millimetern ausgedrückt, V Geschwindigkeit in Metern pro Secunde, und F die lebendige Kraft in Kilogrammmetern bedeutet.

$$V = \sqrt{32.7\ a}$$

$$F = \frac{0.873\ a^4}{10^6}$$

Nach diesen Formeln soll bei einem Durchmesser der Kugel von 0.5, 1, 2, 3, 4, 6, und 8 mm., die Fallgeschwindigkeit 3,98, 5.72, 8.16, 9.91, 11.45, 14.0 und 16.2 pro Secunde betragen. Wie verschieden diese gerechnetete Werthe von den factisch beobachteten sind, wird in einem nächsten Abschnitte dargelegt werden. Selbstverständlich sind auch die für Regentropfen gerechneten in der genannten Mittheilung angeführten Werthe der lebendigen Kraft nicht brauchbar, da der die Acceleration der fallenden Tropfen rasch vernichtende Luftwiderstand unberücksichtigt geblieben war.

1) l. c. p. 156.

2) Die Krankheiten der Pflanzen 2e Aufl. 1 Bd. (1895) p. 227.

3) l. c. p. 166. Auch SCHINDLER (Pflanzenbau, Wien, 1896, p. 269.) schreibt dem Regen beim Lagern Getreides einen Einfluss bei, der sich besonder steigert, wenn heftige Regengüsse von Wind begleitet ist.

4) Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2e Aufl. 1 Th. p. 478.

vermögen. Selbstverständlich nimmt FRANK bei Erklärung des Lagerns des Getreides auf die durch das Etiolement herbeigeführte Verminderung der Tragkraft des Getreidehalmes gleichfalls Rücksicht.

KNY findet die Laubblätter gegen die Wirkung starker Regengüsse und schwacher Hagelwetter genügend ausgerüstet, nicht aber Blumenblätter [1]).

ZWEITES CAPITEL.

GEWICHT, FALLGESCHWINDIGKEIT UND LEBENDIGE KRAFT DER REGENTROPFEN.

Zur richtigen Beurtheilung der mechanischen Einwirkung des Regens auf die Pflanze war es nothwendig, die im Titel dieses Abschnittes genannten Grössen kennen zu lernen.

Da ich weder in der physikalischen noch in der meteorologische Litteratur die erforderlichen Daten fand, so musste ich die betreffenden Werthe selbst experimentell ermitteln [2]).

Es hat sich selbstverständlich bei dieser Untersuchung hauptsächlich um die Feststelling der maximalen Grenzwerthe gehandelt.

Die Methoden, welche ich anwendete, um all' die genannten Werthe, sei es durch Beobachtung in der freien Natur, sei es im künstlich eingeleiteten Experiment zu erhalten, sollen, da diese Verfahrungsweisen bereits ausführlich beschrieben und an leicht zugänglicher Stelle veröffentlicht wurden, hier unbesprochen bleiben, wenngleich es selbstverständlich ist, dass nur durch Kenntniss dieser Methoden ein Urtheil über die Genauigkeit der erzielten Resultate zu gewinnen ist.

Die grössten Wassertropfen, welche sich darstellen lassen, haben ein Gewicht von ca 0.26 Gramm. Die Regen-

---

1) Berichte der Deutschen Bot. Gesell. Bd. III (1885) p. 207 ff.

2) WIESNER, Beiträge zur Kenntniss des tropischen Regens. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. Math. Nat. Class. Bd. 104 (1895) p. 1399—1434.

tropfen können mithin ein grösseres als das angegebene Gewicht nicht erreichen.

Es lässt sich nun zeigen, dass die Regentropfen selbst dieses Gewicht nicht erreichen können Lässt man nämlich die schwersten erzeugbaren Wassertropfen niederfallen, so reissen dieselben schon bei einer Höhe von 5 Meter; es fällt zuerst ein schwerer, dann, fast unmittelbar darauf, mit deutlichem Anschlag, ein leichter Tropfen; ersterer besitzt (nach der von mir beschriebenen Absorptionsmethode untersucht) ein Gewicht, welches unter 0.2 Gramm gelegen ist.

Die Versuche, welche bis zu Fallhöhen von 22 Meter fortgesetzt wurden, gaben stets das gleiche Resultat.

Es konnte aus all' diesen Versuchen abgeleitet werden, dass die aus einer Höhe von mehr als 5 Metern niederfallenden Regentropfen das Gewicht von 0.2 Gramm nicht überschreiten können.

Auch die Berechnung des Gewichtes der Regentropfen aus den grössten beobachteten Regenhöhen ergab, dass dieses Gewicht 0.2 Gramm nicht überschreitet [1]).

Die directe (nach der Absorptionsmethode ausgeführte) Beobachtung lehrte, dass die schwersten, bei den stärksten in Buitenzorg niedergegangenen Gewitterregen aufgefangenen Regentropfen bloss ein Gewicht von 0.16 Gramm hatten. So schwere Regentropfen habe ich aber nur selten beobachtet; viel häufiger erhielt ich für die bei bestimmten Regenfällen niedergegangenen grössten Regentropfen bloss Gewichte von 0.06—0.08 Gramm.

Die schwersten Regentropfen, welche ich bei heftigsten Platzregen in Wien und zu Kirchdorf in Oberösterreich beobachtete, hatten bloss ein Gewicht von 0.12—0.13 Gramm [2]).

---

1) Wiesner, l. c. p. 1424.

2) Der Werth, welcher die schwersten direct beobachteten in den Tropen niedergefallenen Regentropfen beziffert (0.16 Gramm), ist jedenfalls genauer als der auf die schwersten von mir in Europa beobachteten Regentropfen bezugnehmende (0.13 Gramm). Ich habe nämlich trotz eines nur dreimonatlichen Aufenthaltes in Buitenzorg viel mehr Gewichtsbestimmungen von Regentropfen anstellen können, als in Wien oder Kirchdorf in vier Jahren, da schwere, lang andauernde Regen während

Meine Versuche über die Fallgeschwindigkeit der Wassertropfen (angestellt im Thurmmagazin der Wiener Universitäts-Bibliothek bei Fallhöhen von 5.5—22.24 Meter) haben ergeben, dass Wassertropfen von 0.01—0.25 Gramm Gewicht mit angenähert gleicher Geschwindigkeit von circa 7 Meter in der Secunde niederfallen.

Es geht aus diesen Beobachtungen hervor, dass schon innerhalb einer Strecke von weniger als 20 Metern die Acceleration der fallenden Regentropfen durch den Luftwiederstand (fast gänzlich) aufgehoben wird, und dass die Fallgeschwindigkeit selbst der schwersten Regentropfen im äussersten Falle bloss etwa 7 Meter pro Secunde beträgt, welche Grösse durch Zunahme der Fallhöhe, nach anderweitigen von mir angestellten Versuchen zu schliessen, nur so unbeträchtlich gesteigert wird, dass sie praktisch gar nicht beachtet zu werden braucht [1]).

---

meiner Buitenzorger Beobachtungszeit fast täglich und zu bestimmten Zeiten eintraten, während in Mittel-Europa schwere Regen doch nur selten vorkommen, kurz andauern und viel weniger an die Tageszeit gebunden sind als die tropischen Regen. Es ist deshalb mit Rücksicht auf die relativ geringe Zahl von in der gemässigsten Zone von mir angestellten Beobachtungen fraglich, ob nicht bei uns ebenso schwere Regentropfen wie in den Tropen niederfallen. Man kann dies um so eher erwarten, als die maximale Regenhöhe pro Secunde in den Tropen nicht grösser ist als in der gemässigten Zone. Gelegentlich der Besprechung meiner Untersuchung über die tropischen Regen in der Meteorol. Zeitschrift (1896 . 7) von Kiewel und in »Ciel et Terre" (1896 . 10) von Lancaster wurde nämlich hervorgehoben, dass trotz der grösseren Dauer und gewöhnlich grösseren Intensität der tropischen Regen, die stärksten überhaupt vorkommenden Regen ein Regenhöhe liefern, welche in den Tropen wohl kaum grösser sein dürfte als in der gemässigten Zone. Deshalb kann man annehmen, dass die schwersten in der gemässigten Zone niederfallenden Regentropfen hinter den schwersten in den Tropen niederfallenden kaum zurückbleiben dürften. Es ist somit kaum zu bezweifeln, dass zeitweilig auch in unsern Gegenden der Regen mit derselben Kraft wie in der Tropen niederfällt.

2) Meine Versuche über die Fallsgeschwindigkeit der Regentropfen sind, so viel ich weiss, die einzigen, welche in dieser Richtung angestellt wurden. Hingegen wurde von Allen (Outflow of air under falling rain. Amer. meteorlog. Journal, Vol. IV, 1888, p. 206—211) eine Berechnung der Fallgeschwindigkeit der Regentropfen aus der bekannten Formel von Price (Theorie of projectils)

Lebendige Kraft der fallenden Regentropfen. Da das Gewicht der fallenden Regentropfen nunmehr bekannt ist und für Tropfen von 0.01—0.26 Gramm die bei deren Fall sich einstellende Endgeschwindigheit mit grosser Annäherung ermittelt wurde, so lässt sich mit einer für meine Fragestellung ausreichenden Genauigkeit die lebendige Kraft der (bei Windstille) zur Erde fallenden Regentropfen nach der Formel

$$\frac{p\ v^2}{2\ g}$$

berechnen.

Nimmt man an, dass die Regentropfen ein Gewicht von 0.2 Gramm erreichen könnten — wie schon bemerkt habe ich aber so schwere Regentropfen nicht einmal bei den schwersten von mir beobachteten tropischen Regen constatirt — so hätten dieselben beim Niederfallen zur Erde beiläufig eine lebendige Kraft von 0.0005 Kilogramm-Metern.

Die schwersten von mir bis jetzt beobachteteu Regentropfen (Gewicht = 0.16 Gramm) kommen zur Erde mit einer lebendigen Kraft von beiläufig 0.0004 Kilogramm-Metern. [1]) Beträchtlich kleiner und leicht zu berechnen ist die lebendige Kraft der gewöhnlichen bei heftigen Regen niederfallenden Tropfen von 0.06—0.08 Gramm Gewicht.

Würde man der Berechnung der lebendigen Kraft der fallenden Regentropfen den von Allen berechneten Werth zugrunde legen, so erhielte man noch kleinere Werthe. Aber selbst die aus meinen Versuchen berechnete Grösse der lebendi-

---

$$V = \frac{\sqrt{g}}{R}$$

abgeleitet, indem für k (Widerstand des Mediums) gesetzt wurde:

$$\frac{\text{Dichte der Luft} \times \text{grösster Querschnitt des Tropfens}}{\text{Volum des Tropfens}}$$

Indem Allen einen Tropfen von 5 Millim. im Durchmesser (circa 0.063 Gramm) annimmt, erhielt er nach obiger Formel eine Fallschwindigkeit von 5.03 Meter, also eine Zahl, die noch kleiner ist, als der von mir experimentell nachgewiesene Werth.

1) Um sich zu vergegenwärtigen, wie gering ein Stoss ist, dessen lebendige Kraft 0.0004 Kil. Met. beträgt, sei angeführt, dass eine Bleikugel von 2 Gramm, nach einem Fall van 20 Cent., etwa mit der genannten lebendigen Kraft ankommt.

gen Kraft der fallenden Regentropfen, die indess wohl genauer als die von Allen doch nur sehr approximativ berechnete anzusehen sein dürfte, ist so gering, dass die Wirkung auf die Pflanze nur sehr unbedeutend sein kann, wie auch die directe Beobachtung lehrt. Die schwersten Regentropfen üben, indem sie auf ein Blatt auffallen, nur einen schwachen Stoss aus, welcher durch die elastische Befestigung des Blattes am Stamme noch weiter verringert wird.

Auch die Wiederholung des Stosses ist gar nicht eine so oftmalige, als man von vornherein vermuthen möchte. Es fielen bei den stärksten von mir beobachteten Regengüssen auf eine Fläche von 100 Quadratcentimeter in der Secunde sehr selten mehr als sechs (schwere) Tropfen; gewöhnlich ist die Zahl der schweren Tropfen eine kleinere (2—3) wie sich ja auch aus den pro Secunde ermittelten Regenhöhen durch Rechnung finden lässt. [1])

Es ist ja überhaupt die bei den stärksten Regen niederfallende Regenmenge eine weitaus geringere als man von vornherein anzunehmen geneigt wäre. Die grösste Regenhöhe, welche ich in Buitenzorg beobachtete, betrug pro Secunde 0.0405 Millim. Würde die diese Regenhöhe lieferende Regenstärke anwähren, so würde die Regenhöhe pro Tag beiläufig 3500 Millim betragen, welcher Werth schon der jährlichen Regenmenge von Buitenzorg nahekommen würde. Aber aus der Brause eines Gartengiesskanne oder eines einfachen Doucheapparates fliesst pro Secunde, in der Höhe von 1—3 Meter über dem Boden, wenn alles Wasser bereits in Tropfen aufgelöst ist, eine Wassermenge aus, welche fünfzig bis hundertmal grösser ist, als die, welche bei dem genannten stärksten von mir beobachteten Tropenregen auf die gleiche Bodenfläche niedergeht. Daraus ist auch zu ersehen, wie klein die Zahl der auf die Flächeneinheit in der Zeiteinheit niederfallenden Regentropfen ist, mithin der wiederholte Stoss der auf ein Pflanzenorgan niederfallenden Regentropfen nicht viel zur Vermehrung der mechanischen Kraft

---

1) S. hierüber Wiesner, Tropischer Regen, l. c. p. 1424.

des auf dieses Organ in einer bestimmte Zeit einwirkenden Regens beitragen kann.

Im Anhange theile ich nach einige Beobachtungen über die relative Grösse des Regendruckes mit. Meine auf diesen Gegenstand bezugnehmenden Beobachtungen habe ich in meiner Arbeit über den Tropenregen nicht vorgebracht, da dieselben zu wenig exact sind, um die wahre Grösse des Regendruckes zahlenmässig mit Genauigkeit auszudrücken.

Aber in dieser Abhandlung sind meine Beobachtungen doch am Platze, erstlich, weil sie in anschaulicher Weise die Geringfügigkeit des Regendruckes gegenüber dem Winddruck darlegen, und sodann, weil sie erlaubten, die Stärke zweier Regen in jenen Fällen zu vergleichen, in welchen die Bestimmung der lebendigen Kraft der Tropfen nach meiner in der Abhandlung über Tropenregen beschriebenen Methode nicht möglich war, nämlich bei sehr starken künstlich eingeleiteten Regen, deren Höhe 50—100 mal grösser war als die des stärksten tropischen Regens.

Nach mehrfach modificirten Versuchen gelangte ich zu dem Resultate, dass sich für den beabsichtigten Zweck eine einschalige Parallelogrammwage noch am besten eignet.

Derartige mit horizontaler Wagschale versehene Wagen werden häufig als Briefwagen benützt und dürften allgemein bekannt sein. Das Gewicht wird mit Zuhilfename einer solchen Wage dadurch bestimmt, dass der betreffende Körper auf die Wagschale aufgelegt wird, wobei eine dem Gewicht proportionale Senkung der Schale eintritt, welche auf einem in Grade getheilten Kreisbogen abgelesen wird.

Ich liess eine solche einschalige Parallelogrammwage mit gröstmöglichster Genauigkeit anfertigen. Die aus Aluminium hergestellte Schale bildete eine ebene Platte von 245 cm^2 Fläche. Das in Form von Regen auf die Wagschale auffallende Wasser sammelte sich an derselben nur in geringer Menge an, so dass durch das an der Schale während des Versuches haftende Wasser nur eine so geringe Belastung erfolgte, dass der Druck, den diese Wassermenge hervorrief, auf der Scala nicht mehr ange-

zeigt wurde, die Ablesung also blos jenen Druck anzeigte, welcher der Kraft des fallenden Wassers entsprach. Da beim Regenfall die Wagschale oscillirte, so wurde der jeweils herrschende maximale Regendruck durch einen am Kreisbogen angebrachten leicht verschiebbaren „Reiter" bestimmt. Da beim Sinken der Schale der „Reiter" am Kreisbogen von Grad zu Grad vorgeschoben wurde, so musste der während des Versuches herrschende grösste Regendruck durch den Stand des Reiters angezeigt werden.

Bei Regen oder einer küntslich eingeleiten constanten Traufe (durch eine Brause) sinkt die Schale und es wird der (relative) Regendruck auf dem Kreisbogen durch einen Theilstrich angezeigt, welcher jenem Gewichte entspricht, welches, auf die Wagschale aufgelegt, die gleiche Anzeige am Kreisbogen hervorruft.

Die Ablesung ist an dem genannten Apparate auf 0.5 Gramm genau.

Ich habe diesen und mehrere ähnliche Apparate zu meinen in Wien angestellten Versuchen benutzt und nach Buitenzorg mitgenommen.

Ein deutlicher oder starker Ausschlag erfolgt auf der genannten Wage nur bei stärkerem Regen. Schwächere Regen von etwa 10 mm Regenhöhe pro Stunde geben keinen Ausschlag. Der Druck solcher Regen ist pro 250 cm^2 kleiner als 0.5 Gramm, also mit dem genannten Apparate nicht mehr messbar und erschien factisch nahezu gleich Null.

Der stärkste Regendruck, den ich nach der genannten Methode in Buitenzorg mit Zuhilfename des beschriebenen Apparates beobachtete, betrug 9.5 Grm. pro 245 cm^2; d. h. ein solcher Regen übt auf die Aluminiumplatte von dem genannten Ausmaass einen Druck aus, welcher einer constanten Belastung von 9.5 Grm. gleichkommt; auf den Quadratcentimeter entfällt dem entsprechend bloss ein Druck = 0.038 Gramm.

So wenig genau die angewendete Methode auch ist, so lehrt sie doch zunächst, wie sehr der Regendruck bezüglich seiner Intensität gegenüber dem Winddruck verschwindet. Denn wenn der Regendruck an dem Apparat erst bei starkem Regen in Erschei-

nung tritt, so setzt die Wagschale sich schon bei ganz schwachem Winde in Bewegung und zeigt bereits nicht unerhebliche Drucke an. Ein stärkerer schief gegen die Schale gerichteter Athemhauch versetzt die Wage bereits in deutliche Schwingung, obgleich hierbei doch nur die verticale Componente der Luftbewegung zur Geltung kömmt.

Um Pflanzen und Pflanzentheile grösseren Regenstärken als jenen auszusetzen, welche in der Natur vorkommen, wurde ein künstlicher Regen mit Zuhilfenahme einer Brause erzeugt, und da wegen der grossen Zahl der in der Zeiteinheit auf die Flächeneinheit niederfallenden Tropfen die Bestimmung der lebendigen Kraft der letzteren nicht ausführbar war, so wurde die Kraft der niederfallenden Wassertropfen mittels der genannten Druckwage vergleichnissweise bestimmt. Mit einer 3 Meter hoch stehenden Brause konnte der künstlich eingeleitete Regendruck leicht auf 60 Gramm (pro 245 cm^2) also auf 0.24 pro cm^2 gesteigert werden. Über die Wirkung so starker (künstlicher) Regenfälle auf die Pflanze wird in einen späteren Capitel berichtet werden.

DRITTES CAPITEL.

ÜBER DEN WIDERSTAND DER LAUB- UND BLÜTHENBLÄTTER GEGEN DIE WIRKUNG DES STOSSES.

Die zur Erde niederfallenden Regentropfen (und Hagelkörner, über deren Wirkung unten anmerkungsweise einige Beobachtungen mitgetheilt werden) üben auf die Pflanzentheile einen Stoss aus. Will man die directe mechanische Wirkung des Regens (und des Hagels) auf die Pflanze richtig beurtheilen, so ist es also nothwendig, zu wissen, wie die von Regen (oder Hagel) getroffenen Pflanzentheile sich der Wirkung des Stosses gegenüber verhalten.

Ehe ich die bisher vorliegenden und meine eigenen Beobachtungen über das Verhalten der Pflanzentheile gegen Stoss vor-

führe, dürfte es zweckmässig sein, einige allgemeine Bemerkungen über diesen Gegenstand vorzubringen, da die Stosswirkung auf die Pflanze bisher vom principiellen Standpunkte noch nicht erörtert worden ist. Ich werde aber in diesen Gegenstand hier nur so weit eingehen, als es für das Verständniss der nachfolgend mitgetheilten Thatsachen mir erforderlich erscheint, mir vorbehaltend, denselben bei anderer Gelegenheit eingehend zu erörtern.

Die Physik behandelt die einfachen Formen der Festigkeit, desgleichen die correspondirenden Formen der Elasticität, und überlässt es der praktischen Mechanik, die complexen Erscheinungen der Festigkeit zu analysiren oder als Ganzes zu behandeln, wobei natürlich den Bedürfnissen der Praxis (des Machinen-, des Eisenbahn-, des Hochbaues etc.) Rechnung getragen wird. So bearbeitet die praktische Mechanik einige Formen der Festigkeit, z. B. die absolute und relative in ihrem Verhältniss zum Stoss als absolute und relative Stossfestigkeit.

Aehnlich wie der praktische Mechaniker den an Maschinen vorkommenden Stosswirkungen steht der Pflanzenphysiologe den analogen an Pflanzenorganen stattfindenden Wirkungen gegenüber. Hier wie dort sind die Bauverhältnisse der durch den Stoss afficirten Objecte complicirt und die Constructionsmaterialien, aus welchem letztere aufgebaut sind, verschieder Art, und namentlich erscheinen im Vergleiche zu jenen einfachen Objecten, welche der Physiker zu seinen Grundversuchen benöthigt, die Organe ausserordentlich verwickelt gebaut und bestehen aus Constructionmaterialien der verschiedensten Cohäsion. Wie der praktische Mechaniker sieht sich auch der Pflanzenphysiologe gedrängt, diese complexen Probleme zunächst als Ganzes zu studieren, und, so viel als möglich, zu analysiren.

In Bezug auf den pflanzlichen Organismus kommen hauptsächlich drei Formen der Stossfestigkeit in Betracht.

1) Die absolute Stossfestigkeit (Stosszugfestigkeit). Dieser Fall wird in reiner Form wohl niemals vorkommen, aber angenähert, wenn eine Blüthe, eine Frucht oder die Blätter eines hängenden Sprosses (z. B. einer Trauerweide) von einem

abwärts gerichteten Stoss getroffen werden. Wird das Blatt eines aufrechten Sprosses durch einen Stoss „abgebrochen" so ist dabei, wie schon der Ausdruck „abgebrochen" andeutet, auch relative Stossfestigkeit im Spiele.

2) Die rückwirkende Stossfestigkeit. (Stossdruckfestigkeit). Diese Form der Festigkeit kommt zur Geltung, wenn unbewegliche (oder wenig bewegliche) oder unterstützte Organe vom Stoss getroffen werden, also Stämme, dickere Aeste.

Dieser Fall ist mit Rücksicht auf Blattorgane besonders interessant. Nur verhältnissmässig selten liegen Blätter einem Substrate dicht auf (z. B. die grundständigen Blätter), so dass der Stoss als Druck zur Wirkung gelangen muss. Weiter unten folgende Beobachtungen werden lehren, dass die rückwirkende Stossfestigkeit, auf welche die Blätter nur in verhältnissmässig seltenen Fällen in Anspruch genommen werden, an diesen Organen in höchst unvollkommener Weise ausgebildet ist, während Stämme und dickere Aeste, welche viel häufiger durch Stoss einen Druck erfahren, in weitaus höheren Grade stossdruckfest sind.

3. Relative Stossfestigkeit (Stossbiegungsfestigkeit). Wenn ein einfach oder mehrfach unterstüzter Körper vom Stosse getroffen wird, so dass er entweder (bei einfacher Unterstützung) eine Ausbiegung, oder (bei mehrfacher Unterstützung) eine Durchbiegung erfährt, oder im extremen Fall zerbrochen (durchstossen, durchschlagen) wird, so wurde er auf relative Stossfestigkeit in Anspruch genommen.

Für uns hat bloss jener Fall der relativen Stossfestigkeit, in welchem die Unterstützung eine einfache ist, Bedeutung, es ist der gewöhnliche Fall: die Inanspruchname eines Blattes durch Stoss. Ich werde in diesem Capitel zeigen, dass diese Form der relativen Stossfestigkeit, welche das Blatt fortwährend zur Geltung bringen muss, zumeist in hoher Vollkommenheit ausgebildet ist.

Die relative Stossfestigkeit eines Blattes wird um so grösser sein, 1) je rascher die direct vom Stoss getroffene Stelle ihre

Bewegung den anderen nicht getroffenen Stellen mitheilt, so dass dann das Blatt als Ganzes sich bewegt, 2) je vollständiger es jene Geschwindigkeit annimmt, welche der stossende Körper im Momente der Berührung mit dem gestossenen annimmt, endlich 3) in je geringerem Grade die gestossene Stelle sich, ohne ihre Bewegung der Umgebung mitzutheilen, fortbewegt, d. h. je höhere Stosskräfte erforderlich sind, um den Körper durchzustossen oder durchzuschlagen. [1])

Die lebendige Kraft ist nach erfolgtem Stoss nicht so gross wie vor dem Stosse, weil durch Deformation der niemals vollkommen elastischen vom Stosse getroffenen Gewebe ein Theil der lebendigen Kraft in Spannkraft umgesetzt wird, und eine Temperaturerhöhung eintritt.

Dieser Verlust an lebendiger Kraft wird desto grösser sein, je geringer die Elasticität der Gewebe des Blattes ist.

Nach dem Grade der Elasticität der Geweben werden die Deformationen der Zellen beim Stosse verschieden sein: je grösser die Elasticität ist, desto vollständiger werden dieselben nach dem Stosse ausgeglichen.

Es wird deshalb die Elasticität die deformirende Wirkung des Stosses paralysiren; gleich der Stossfestigheit paralysirt sie aber auch die durchschlagende Wirkung des Stosses.

Ein aus elastischen Elementen zusammengesetztes Blatt bewirkt durch Rückschlag eine Entferung des stossenden Körpers, während ein aus unelastischen (oder wenig elastischen) Elementen bestehendes Blatt den stossenden Körper nicht entfernt, und eine Reibung ermöglicht, welche zu mechanischen Veränderungen des gestossenen Körpers Veranlassung geben kann, eine Thatsache, welche einige unten vorzuführende Wirkungen des Hagels auf Blätter erklären wird. —

---

1) Das verwickelte Stossproblem hat, wie oben schon bemerkt, bezüglich der die Pflanze betreffenden Formen, bisher noch keine Behandlung gefunden. Einige Grundlinien wurden in obigen Auseinandersetzungen gezogen, doch soll nicht in Abrede gestellt werden, dass dieses Problem auch eine andere Darstellnng zulässt, zumal der Widerstand gegen Durchschlag auf eine andere, als die angenommene Festigkeitsform (nämlich auf Abscheeren) zurückgeführt werden kann.

Über den Widerstand der Pflanzenorgane gegen Stoss liegen einige von Kny [1]) mit gewohnter Sorgfalt ausgeführte Untersuchungen vor, welche unternommen wurden, um die Anpassungen des Laubblattes an die mechanische Wirkungen des Regens und des Hagels kennen zu lernen.

Nach Kny können die Zellen des Blattes, welche der Stoss unmittelbar trifft, durch Gestaltveränderung die Wirkung des Stosses nur in geringem Maasse paralysiren und müssten mithin, wenn nicht besondere mechanische Einrichtungen in der Construction des betreffenden Organs getroffen sind, zerquetscht werden; die Gewebe aber, an deren Aufbau die genannten Zellen Antheil nehmen, müssten durch Zerreissung Schaden nehmen.

Die Einrichtungen, um diesen Gefahren zu begegnen, sind nach Kny im Wesentlichen dreierlei Art. Enweder ist das Blatt an sich schon so fest und derb gebaut, dass es unbeschadet selbst starke Stösse zu vertragen vermag (*Ficus elastica*, *Aucuba japonica* etc.), oder es fügen sich die Epidermis- und Palissadenzellen des Blattes zu Gewölben zusammen, welche elastischen Widerlagern, den stärkeren Gefässbündeln, aufgesetzt, beziehungsweise angelehnt sind, durch welche Einrichtung die Kraft des Stosses von den zunächst betroffenen Zellen auf die benachbarten seitwärts abgelenkt und auf die Widerlager übertragen wird (*Ulmus campestris*, *Aesculus Hippocastanum*, *Inula Helenium*, *Rheum Emodi* etc.), oder endlich es ist das Blatt durch Fiederung oder auf eine andere Weise derart organisch gegliedert, dass die einzelnen Theile in Folge ihrer grösseren Beweglichkeit, dem Stosse leichter ausweichen können, als wenn sie einen zusammenhängenden Körper bilden würden. Von einigen andern zu dem genannten Zwecke dienenden Einrichtungen, welche von Kny noch angeführt werden, sehe ich hier ab, da sie für unsere Betrachtung nur ein ganz untergeordnetes Interesse besitzen.

---

1) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Bd. III (1885) p. 207—213 ferner ebenda p. 258—273.

2) l.c. p. 209.

Die vorgeführten Einrichtungen reichen, wie die Erfahrung lehrt, und Kny besonders hervorhebt, allerdings nicht aus, um das Laub vor schweren Hagelfällen zu schützen, sie genügen aber nach Kny, um schädigende Wirkungen schwerer Regengüsse und schwacher Hagelschläge hintanzuhalten. [1])

An Blumenblättern findet der genannte Autor keine ausgesprochenen Einrichtungen zum Schutze gegen Regen und Hagel, und giebt deren mechanische Zerstörung durch schwere Regen oder durch den Hagel zu. [2])

Zu meinen eigenen Erfahrungen über den Widerstand der Pflanzentheile gegen den Stoss übergehend, will ich zuerst auf einige sehr merkwürdige Eigenschaften zarter flächenförmig ausgebreiteter Pflanzentheile hinweisen, welche darin bestehen, auf Widerlagern ruhend, bei leisem Druck oder Stoss verletzt zu werden, aber ohne Widerlager, infolge enorm entwickelter Biegungselasticität, sehr heftige Stösse, ohne eine Verletzung zu erfahren, zu ertragen.

Legt man beispielsweise ein Stück der Blumenkrone von *Impatiens Noli tangere* flach auf ein ebenes festes Widerlager auf, und bringt man mit aller Vorsicht, also unter Vermeidung jedes Stosses, eine Bleikugel von dem Gewichte eines Grammes auf das Kronblatt, so wird durch diesen geringen Druck [3]) dem Kronblatte eine Quetschwunde beigebracht, welche im auffallenden Lichte dunkel erscheint, im durchfallenden Lichte durch Transparenz von den unverlezt gebliebenen Partien sich scharf abzeichnet. Durch diesen geringen Druck sind also die Zellen des Kronblattes, welche unterhalb der Berührungsfläche der

---

1) l. c. p. 207.

2) l. c. p. 213.

3) Es lag nicht in meine Absicht, den kleinsten Druck, bei welchen die Zellen des Kronblattes zerreisen, ausfindig zu machen; wollte ich dies, so hätte ich nicht Kugeln, sonder Körper mit bestimmter Basis zu den Druckversuchen verwenden müssen. Ich benützte aber Kugeln, weil dies für die Stossversuche, auf die es mir aber hauptsächlich ankam, das zweckmässigste schien. Da indess die Druckwunde über die Berühungsfläche der Kugel nicht hinausragte, so lässt sich der zur Zerreisung der Gewebe erforderliche geringste Druck aus dem Gewicht und der Flächengrösse der Druckwunde annäherend berechnen.

Kugel zu liegen kamen, zerdrückt worden: die Membranen der Zellen wurden zerrissen, die Zellflüssigkeit ergoss sich in die luftführenden Intercellularen, wodurch die Transparenz der Wundstelle hervorgerufen wird. Lässt man nun zunächst eine Bleikugel von 5 Gramm Gewicht auf eine natürlich aufgehängte Blüthe von *Impatiens Noli tangere* aus einer Höhe von 20 cm. niederfallen, so dass die Kugel senkrecht auf den Kronblatttheil auffällt, so reisst die Blüthe nicht ab, es wird aber auch der getroffene Corollentheil gar nicht beschädigt, obgleich die lebendige Kraft der niederfallenden Kugel beiläufig 40 Mal grösser ist als die der schwersten in den Tropen zur Erde fallenden Regentropfen. Man kann aber die Stosswirkung noch weiter treiben, ohne dass die natürlich aufgehängte Blüthe Schaden leidet. Nach den von mir mit fallenden Bleikugeln angestellten Versuchen erträgt die Krone von *Impatiens Noli tangere* einen Stoss, dessen lebendige Kraft 0.08 Kilogramm-Meter beträgt, ohne dabei abzureissen, ja ohne die geringste Beschädigung zu erleiden. Die zuletzt genannte Stosskraft, als lebendige Kraft gemessen, ist aber bereits 200 Mal grösser als die Stosskraft der schwersten Regentropfen. Man wird hieraus ersehen, dass selbst eine so zarte Blüthe, wie die von *Impatiens N. t.* durch den Regen mechanisch nicht angegriffen werden kann.

Die hier berührten merkwürdigen mechanischen Eigenschaften solcher Pflanzentheile erscheinen in noch hellerem Lichte, wenn man beachtet, durch welchen geringen Stoss dieselben beschädigt werden, falls sie ihre Biegungsfähigkeit nicht bethätigen können. Lässt man nämlich auf einen flach ausgebreiteten auf fester Unterlage ruhenden Kronentheil dieser Pflanze eine Bleikugel von 0.1 Gramm aus einer Höhe von 4 Centim. fallen, so erkennt man bereits, dass der Kronentheil verletzt wurde, obgleich die lebendige Kraft des Stosses blos 0.000004 Kil. Met. betrug.

Aehnliche Resultate erhält man mit eben geöffneten auf fester Unterlage ruhenden Blüthenblättern von (wild wachsendem) *Papaver Rhoeas*, mit dem sich bequemer als mit dem Kronentheile der früher genannten Pflanze experimenieren lässt. Auch

hier führt ein Druck einer Bleikugel von einem Gramm bereits zur Erzeugung einer Quetschwunde. Es genügt ein Stoss von gleichfalls 0.000004 Kil. Met. lebendiger Kraft, um eine Wunde hervorzurufen. Bei diesem Objecte hat aber selbst eine mit einer lebendigen Kraft von 0.134 Kil. Met. niederfallende Kugel nicht vermocht, irgend eine Schädigung hervorzubringen.

Ich stelle hier eine kleine Tabelle aus meinen auf Blüthenblätter bezugnehmenden Beobachtungen über die Gewichte, beziehungsweise Stosskräfte zusammen, durch welche an diesen auf ebener, fester Unterlage ruhenden Organen Druck, beziehungsweise Stosswunden hervorgerufen werden. Ich bemerke, dass die Zahlen Mittel aus je zehn Beobachtungen darstellen.

Gewichte durch welche bereits Druckwunden hervorgerufen wurden. [1])

Geranium Robertianum	2 Gramm	Schwelle für Entstehung von Stosswunden, 0.000004 Kil. Met. oder wahrscheinlich weniger. [2])	
Chelidonium majus	5 »		
Lysimachia Nummularia	6 »		
Fuchsia coccinea (Kelch)	38 »	0.000006 Kilogrammmeter.	
» (Corolle)	40 »	0.000006	»
Narcissus polyanthus	68 »	0.000012	»
Hyacinthus tuberosus	74 »	0.000020	»
Viola tricolor	80 »	0.000026	»
Canna indica	87 »	0.000018	»
Primula chinensis	95 »	0.000040	»

Mit den Blüthen der fünf letztgenannten Pflanzen wurde derselbe Versuch gemacht, den ich bezüglich der Corollblätter des Mohns oben bereits angeführt habe, um zu sehen, in wieweit ein freibewegliches Kronblatt den Stoss zu paralysiren vermag. Die Blüthen befanden sich in ihrer natürlichen Anheftung an der Pflanze, nur wurde dafür Sorge getragen, dass die Corollblätter, auf welche die Kugel niederfallen sollte, die horizontale Lage einnahmen.

Es wurde eine Bleikugel von 67 Gramm Gewicht auf die

---

1) Es wurden Bleikugeln als drückende Gewichte angewendet. (S. Anmerkung 3 auf p. 300.)

2) Diese Schwelle liess sich nach der angewendeten Methode nicht genauer bestimmen.

Blüthen aus einer Höhe von 0.5, 1, 1.5 und 2 Meter fallen gelassen und es zeigte sich, dass die Kronenblätter nicht den geringsten Schaden genommen hatten. Bei grösster im Versuche genommener Fallhöhe betrug die lebendige Kraft des ausgeübten Stosses 0.134 Kilogramm-Meter. Weiter wurde die lebendige Kraft der fallenden Kugel nicht gesteigert.[1]) Es erhellt aus den mitgetheilten Zahlen, dass ein Stoss, welcher ein auf fester Unterlage liegendes Kronblatt trifft und auf demselben bereits ein Wunde hervorbringt, mehrtausendmal verstärkt, an einem in natürlicher Weise befestigtem Kronblatt noch keine merkliche Schädigung hervorbringt.

In analoger Weise wurden auch Laubblätter verschiedener Gewächse auf ihr Verhalten gegen Druck und Stoss geprüft.

Die folgende Tabelle enthält die Ergebnisse mehrfach wiederholter Beobachtungen, indem die angegebenen Werthe sich als Durchschnitte aus je zehn Beobachtungen darstellen.

Sowohl die vom Stamme abgelösten, als die in natürlicher Verbindung mit dem Stamme gebliebenen Blätter der Versuchspflanzen waren völlig ausgewachsen und befanden sich im normalen, frischen Zustande.

Die am Stamme befindlichen dem Stosse einer fallenden Kugel angesetzten Blätter wurden in die horizontale Lage gebracht und wurde der fallenden Kugel eine derartige Richtung gegeben, dass sie, vertical sich bewegend, möglichst genau die Mitte der Blattfläche treffen musste. Wie bei den mit Blumenkronen durchgeführten Versuchen wurde der Druck, beziehungsweise Stoss auf die obere Blattseite wirken gelassen.

Der Druckversuch wurde über eine Belastung von 100 Gramm hinaus nicht fortgesetzt.

---

1) Selbstverständlich haben diese Versuche nur im Vergleiche zu den analogen, mit derberen Blättern ausgeführten Experimenten (s. p. 304) einen Sinn, um nämlich zu zeigen, dass ein Stoss, welcher ein derbes Blatt (z. B. von *Ficus elastica*) verletzt, an einem zarten Blüthenblatt keine Verletzung hervorruft. S. auch die Anmerkung auf p. 305.

	Gewichte durch welche bereits Druckwunden hervorgerufen wurden.	Schwelle (*a*) für die Entstehung einer Druckwunde, hervorgerufen an dem auf fester Unterlage befindlichen Blatte.	Schwelle (*b*) für die Entstehung einer Stosswunde, hervorgerufen an dem am Stamme befindlichen Blatte.
Tradescantia zebrina	65 Gramm	0.000006 Kgr. Met.	0.0725 Kgr. Met. [1]
Primula chinensis	über 100 »	0.000090 »	0.2398 »
Begonia ricinifolia	98 »	0.000013 »	0.0268 »
Ficus elastica	» 100 »	0.00016 »	0.5052 »
Aucuba japonica	» » »	0.00030 »	0.3651 »
Aloe vulgaris	» » »	0.01340 »	0.3731 » [2]

Wie man sieht, existirt keine Proportionalität zwischen der Schwelle *a* und der Schwelle *b*, und bei einiger Überlegung muss es wohl klar werden, dass eine Proportionalität nicht bestehen könne, da bei dem Stoss auf das am Stamme befindliche Blatt, gegenüber dem auf fester Unterlage befindlichen, ganz neue Factoren in's Spiel kommen; namentlich die Biegungselasticität des Organs und die Hebelwirkung.

Aber das lässt sich auch aus den vorgeführten Versuchen ableiten, dass viel beträchtlichere Kräfte in's Spiel kommen müssen, um ein frei bewegliches Blatt als ein unterstütztes Blatt zu verletzen.

Um ein frei bewegliches bloss am Stamme befestigtes Blatt von *Ficus elastica* zu verletzen, ist ein Stoss erforderlich, dessen lebendige Kraft 1200-mal grösser sein müsste, als die lebendige Kraft ist, mit welcher der schwerste bis jetzt beobachtete Regentropfen zur Erde fällt. Aber selbst um das doch nur schwach

---

1) Das Blatt von *Tradescantia zebrina* wird beim Stoss nicht durchschlagen, auch zerreisst es nicht, sondern wird am Grunde abgetrennt, u. z. entweder am oberen oder am unterem Ende des stengelumfassenden Vaginaltheils. Es wäre aber ein Irrthum, zu glauben, dass die Festigkeit des Blattes in der Zone, in welcher die Ablösung durch den Stoss erfolgt, geringer sei als innerhalb der Blattspreite. Im Gegentheile: ich fand, dass wenn ich auf gleichen Querschnitt reducire, die absolute Festigkeit in der Zone der beim Stoss erfolgenden Losreissung sich zur Festigkeit innerhalb der Lamina verhält wie 1.58 : 1 (pro Quadratmillimeter Querschnittsfläche wie 175 : 111 Gramm).

2) Die Blätter der genannten Pflanzen wurden durch die fallende Kugel entweder vom Stamme losgerissen (*Tradescantia*) oder es wurde die Lamina durchrissen oder durchlöchert; nur bei *Aloë* entstand durch den Stoss eine Quetschwunde (im Parenchym); ein Zerreissen des Blattes fand nicht statt, denn die Oberhaut erschien an der Wundstelle vollkommen unverletzt.

befestigte Blatt von *Tradescantia zebrina* vom Stengel loszutrennen oder ein Blatt von *Begonia ricinifolia* zu verletzen, wäre ein Stoss erforderlich, dessen lebendige Kraft 180, beziehungsweise 70-mal grösser sein müsste, als die lebendige Kraft des schwersten zur Erde niederfallenden Regentropfens.

Das Verhältniss $\frac{\text{Schwelle } a}{\text{Schwelle } b}$ beträgt allerdings bei dem nur wenig biegsamen Blatte der Aloe $\frac{1}{28}$, aber bei den biegungsfähigen Blättern von *Ficus elastica*, *Aucuba japonica* und *Begonia ricinifolia* beträgt es bereits $\frac{1}{1000} - \frac{1}{3000}$, und bei dem Blatte von *Tradescantia zebrina* sogar ein $\frac{1}{12000}$; während bei der viel biegungsfähigeren Blüthenblättern dieses Verhältniss den Werth $\frac{1}{30000}$ noch unterschreitet. [1])

Die Methode, um die Schwelle *b* zu finden, ist, wie man leicht begreift, sehr umständlich, und wegen der meist erforderlichen bedeutenden Fallhöhen im Freien, namentlich wenn es sich um das Laub von Holzgewächsen handelt, nicht wohl ausführbar. Ich habe deshalb nachgesonnen, um eine einfache expeditive Methode zu finden, welche gestattet, mit einiger Verlässlichkeit zu schätzen, ob im Durchschnitte das Laub tropischer oder das unserer Holzgewächse, bei freier Beweglichkeit des einzelnen Blattes, der Stosswirkung besser zu widerstehen im Stande ist.

Die von mir zu dem genannten Zwecke ersonnene Methode ist so primitiv, dass sie auf den ersten Blick vielleicht ganz unzureichend erscheinen möchte. Doch lässt sich, wie ich gleich zeigen werde, mit derselben eine verlässliche Schätzung des

---

1) Um nicht missverstanden zu werden, bemerke ich, dass jede über die zur Biegung eines zarten Blüthenblattes erforderliche Kraft hinausgehende Kraft rücksichtlich der Biegung selbst nichts mehr leistet. Allein trotz hoher Biegungselasticität dieser Organe erfolgt bei einer bestimmten Kraft (bez. Geschwindigkeit) des Projectils ein Durchschlag (s. Anmerkung auf p. 298), welche aber in Bezug auf Blüthenblätter nicht ermittelt wurde.

Widerstandes der Blätter gegen Stoss ausführen, wie man etwa durch Abschreitung einer gewissen Strecke, deren Länge zu schätzen im Stande ist. Es ist ja bekanntlich die Länge des menschlichen Schrittes für jedes Individuum infolge fortwährender Übung viel constanter, als man von vornherein anzunehmen geneigt wäre.

Diese Methode besteht nun in folgendem: Ich schnelle den Mittelfinger der rechter Hand mit möglichst grosser Kraft vom Daumen ab und lasse den Stoss senkrecht auf das frei bewegliche an der Pflanze befindliche Blatt einwirken, um zu sehen, ob dasselbe durchschlagen oder zerrissen, beziehungsweise abgerissen wird oder ob der Stoss keinerlei sichtbare Verletzung an dem betreffenden Blatte hervorruft. Übt man sich auf diese Procedur ein, so wird die auf diese Weise hervorgerufene Stosskraft ziemlich constant, wovon man sich leicht auf folgende Weise überzeugen kann. Schnellt man den Mittelfinger vom Daumen ab, und lässt man den Stoss auf die bewegliche horizontale Platte (Schale) der oben (p. 293) beschriebenen Druckwage wirken, so erzielt man nahezu constante Druckwerthe. Die Kraft meines Stosses wird von der Wage durch ein Gewicht von 53—56 Gr. angezeigt, d. h. wenn ich in angegebener Weise meinen Mittelfinger gegen die Platte mit Kraft abschnelle, so erziele ich eine Senkung der Wage, welche einer continuirlichen Belastung von 53—56 Gr. gleichkommt. Durch vergleichende Versuche ergab sich, dass die lebendige Kraft des ausgeübten Stosses ziemlich constant erscheint.

Die reichliche Anwendung dieser Methode hat mich zu dem Resultate geführt, dass von grossblättrigen namentlich monocotylen Tropengewächsen abgesehen, die Blätter der tropischen Holzgewächse viel leichter durchzuschlagen sind, als die Blätter unserer Bäume und Sträucher.

Unter unsern gewöhnlichen Holzgewächsen (Eichen, Ulmen, Linden, Ahornen etc) ist es nur die Erle (*Alnus glutinosa*) deren Blätter so leicht, wie die der tropischen Holzgewächse durchzuschlagen sind.

Unter den tropischen Holzgewächsen giebt es einige, welche gegen Stoss eine ungemein geringe Widerstandkraft besitzen,

z. B. die Blätter von *Tetracera rigida*, ferner die jungen noch ungefärbt erscheinenden Blätter von *Ionesia* (*Saraca*) *declinata* Jack. u. e. a, über welche im nächsten Capitel noch abgehandelt werden wird. Unter den leicht durchschlagbaren Blätter finden sich auch solche, welche nach der Grösse und anscheinenden Derbheit eine so geringe Widerstandskraft gegen Stoss kaum erwarten lassen, z. B. die Blätter von *Heteroptera anoptera*, *Ficus eburnea*, von *Medinilla*, u. z. von der auch in unseren Gewächshäusern cultivirten Art, u. m. a.

Im grossen Ganzen sind also, von den oben nahmhaften Ausnahmen abgesehen, die Blätter der tropischen Holzgewächse gegen Stoss weniger widerstandfähig als die unserer Bäume und Sträucher. Hieraus dürfte schon zu ersehen sien, dass die directe mechanische Wirkung des Regens keine grosse sein könne; denn wenn der Regen die Pflanzenorgane mit grosser Kraft angreifen würde, so müsste ja doch das Laub der tropischen Holzgewächse, welche den relativ stärksten Regenwirkungen ausgesetzt sind, gegen Stoss besser ausgerüstet sein als das Laub unserer Bäume und Sträucher. Eher könnte man in dem relativ grossen Stosswiderstand des Laubes unserer Holzgewächse, unter Berücksichtigung der Thatsache, dass die häufigsten Hagelfälle in mittleren Breiten vorkommen, eine Anpassung an den Hagel erblicken. [1])

---

1) Ich theile hier einige Beobachtungen über charakteristische Verletzungen mit, welche Blätter durch den Hagel erleiden.

Diese Verwundungen sind höchst mannigfaltig, doch kann einer aufmerksamen Beobachtung nicht entgehen, dass sich je nach der Stossfestigkeit und Elasticität der Blätter bestimmte Verletzungsformen einstellen. Die auffälligsten Formen der Hagelverletzungen der Blätter seien hier durch einige Beispiele belegt.

1. Abreissen der Blätter am Grunde: *Alnus glutinosa*, *Vitis vinifera.*
2. Abreissen der Blätter am oberen Ende des gemeinschaftlichen Blattstieles, *Ptelea trifoliata.*
3. Durchschlag der Spreite (Durchlöcherung): *Bignonia catalpa.*
4. Quetschwunden: *Cercis siliquastrum*, *Colutea arborescens.*
5. Risswunden: Häufigster Fall (auch in Combination mit anderen Fällen, selbst mit den Fällen 1 und 2).
6. Ritzwunden: *Syringa vulgaris*, *S. persica*, *Evonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare*, *Gingko biloba.*

Viele krautige Pflanzen unserer Breiten, namentlich solche, welche an feuchte Standorte gebunden sind (z. B. *Cirsium oleraceum*, *Symphytum officinale*, *Aegopodium podagraria* etc.) besitzen Blätter, welche dem Stoss viel weniger widerstehen als die Blätter unserer Holzgewächse. Bei Hagelschlägen leiden bekanntlich die krautigen, frei exponirten Pflanzen viel mehr als die Bäume und Sträucher. Bei starken Hagelfällen wird die krautige Vegetation häufig förmlich zerhackt. Der Grund hierfür liegt nicht nur in dem geringen Widerstand der Blätter vieler krautiger Gewächse gegen den Stoss überhaupt, sondern auch in dem Umstande, dass die Blätter dieser Pflanzen dem Boden anliegen oder doch so genähert sind, dass sie dem Stosse nicht oder nur unvollkommen ausweichen können. Welche geringe Stosskräfte aber ausreichen, um auf fester Unterlage befindliche Blätter zu verletzen, ist oben genügend auseinander gesetzt worden. Wenn also auch die Biegungsfähigkeit eines Blattes derartiger Pflanzen so gross wäre, um in Berühung mit einem fallender Hagelkorn sofort dessen Geschwindigkeit anzunehmen, wodurch bei ungehemmter Bewegung jeder Verletzung vorgebeugt wäre, so gelangt ein solches Blatt häufig mit dem Boden in Berühung, wobei es infolge seiner geringen rückwirkenden Stossfestigkeit zerschmettert oder doch verletzt werden muss.

Selbstverständlich kommen auch mannigfaltige Uebergänge von einer Form zur andern vor, auch findet man an einer und derselben Blattart verschiedene Verwundungsformen (besonders die Formen 3—6).

Besonders merkwürdig und höchst charakteristisch sind die Ritzwunden; sie verlaufen ganz gradlinig in eine Strecke von 0.5—3 Centimeter und entstehen infolge eines tangential sich über die Blattoberfläche fortsetzenden Reibung erzeugenden Stosses. Geringe Elasticität der Oberhaut verbunden mit grosser Elasticität der darunter liegenden Gewebeschichten ermöglicht diese Verwundungsform. Ist das unterhalb der Oberhaut gelegene Gewebe wenig elastisch, so wird es von dem sich am Blatte reibenden Hagelkorn auch verletzt und es entstehen Quetschwunden. Bei geringer Elasticität und geringer Stossfestigkeit wird ein Stück des Blattes herausgeschlagen. (Fall 3).

Sehr wenig leiden bei Hagelschlägen die Zweige von Thujen (namentlich die in verticaler Ebene ausgebreiteten Zweige, welche also mehr oder weniger genau in der Richtung des Stosses liegen), Hängezweige der Birke und die stark geschlitzten Blätter der *Alnus glutinosa*, *var. asplenifolia*. Diese Blätter werden selbst bei heftigen Hagelschlägen wenig verletzt, während die Aeste mit schweren Wunden bedeckt sind, welche an den Narben noch jahrelang erkennbar sind.

Ich habe oft die Beobachtung gemacht, dass sich die Blätter unserer Holzgewächse, wenn sie einem Regen ausgesetzt waren, gleich darauf nach der oben angegebenen Methode durchschlagen liessen, während bei länger anhaltender trockener Witterung dies nicht möglich war. Diese Beobachtung führte auf den naheliegenden Gedanken, dass selbst ein und dasselbe vollkommen ausgebildete Blatt, je nach seinem Wassergehalt eine verschiedene Stossfestigkeit besitzt, und dass dieser Widerstand im umgekehrten Verhältniss zur Wassermenge des betreffendes Blattes zu stehen scheint. [1]) Ob dieser Satz allgemeine Geltung besitzt, will ich nicht behaupten; allein die directen Beobachtungen, welche ich diesbezüglich mit Blättern verschiedener Pflanzen anstellte, haben stets ergeben, dass das lebende Blatt mit Wasserzunahme an „Durchschlagsfähigkeit" gewinnt, also seine Stossfestigkeit mit zunehmenden Wassergehalt abnimmt, wie folgende Versuchsergebnisse lehren, welche ich nach der Kny'schen Methode erhalten habe, indem ich relativ trockene (lebende) Blätter mit imbibirten verglich. Es wurden zu dem Durchschlagsversuch relativ trockene (lebende) Blätter halbirt; die eine Hälfte (A) wurde sofort dem Durchschlagsversuch zugeführt, die andere Hälfte (B) wurde vorher durch einstündiges Liegen im Wasser imbibirt, wobei die Wassermenge um 5—8 Proc. zunahm.

Tussilago Farfara	A	wird durchgeschlagen	bei	einen	Stoss	von	0.00012	Kg.	M.	Leb. Kr.
» »	B	»	»	»	»	»	0.00009	»	»	»
Tradescantia zebrina	A	»	»	»	»	»	0.00042	»	»	»
» »	B	»	»	»	»	»	0.00030	»	»	»
Syringa vulgaris	A	»	»	»	»	»	0.00115	»	»	»
» »	B	»	»	»	»	»	0.00100	»	»	»
Viburnum Lantana	A	»	»	»	»	»	0.00140	»	»	»
» »	B	»	»	»	»	»	0.00120	»	»	»
Aesculus hippocastanun	A	»	»	»	»	»	0.00116	»	»	»
» »	B	»	»	»	»	»	0.00108	»	»	»

Aus diesen Beobachtungen und der relativ grossen Durch-

1) Aus eingehenden Untersuchungen, welche vor Jahren in meinem Laboratorium von Th. von Weinzierl über die Festigkeit und Elasticität vegetabilischer Gewebe und Organe ausgeführt wurden, hat sich ergeben, dass innerhalb gewisser Grenzen die absolute Festigkeit der Blätter mit Zunahme des Wassergehaltes ab- und die Elasticität zunimmt. (Sitzungsber. der Wiener Akademie der Wissensch. Bd. 76 (1877).)

schlagsfähigkeit des gewöhnlichen tropischen, sehr wasserreichen Laubblattes wird abgeleitet werden dürfen, dass, wenigstens im grossen Ganzen, der grosse Wasserreichthum der Blätter eine der Hauptursachen der grossen Durchschlagsfähigkeit der genannten Organe bildet. Im Gegensatze zu den Blättern feuchter Vegetationsgebiete oder feuchter Standorte stehen bezüglich der Durchschlagsfähigkeit die Blätter der meisten in trockenen Vegetationsgebieten oder auf trocken Standorten vorkommenden Gewächse, jene Blätter nämlich, welche durch Wasserarmut und Zähigkeit ausgezeichnet sind.

Da die Blätter durch den Regen in einen Zustand kommen, in welchem sie dem Stosse einen geringeren Widerstand entgegen setzen, als in einer trockenen Periode, so wird man vielleicht auch hieraus ableiten dürfen, dass die Stosskraft des Regens keine grosse sein könne; denn wäre dies der Fall, so müsste doch wohl die uns überall entgegentretende Anpassungsfähigkeit der Pflanze dahin führen, gerade zur Zeit des Regens, wenn also die grösste Gefahr der Zerstörung vorhanden ist, den Widerstand gegen die Fährlichkeit zu erhöhen.

Zum Verständniss der auf Laub- und Blüthenblätter ausgeübten Stosswirkung dürften folgende Beobachtungen und Bemerkungen über die Vertheilung der absoluten Festigkeit in diesen Organen dienlich sein.

Die Vertheilung der absoluten Festigkeit in den verschiedenen Zonen eines und desselben Organs ist durchaus keine gleichmässige, wie schon der oben mitgetheilte auf das Laubblatt von *Tradescantia zebrina* bezügliche Fall gelehrt hat.

Nach Untersuchungen, welche ich an zahlreichen Blüthenblättern angestellt habe, besitzt die Zone, in welcher das betreffende Blattorgan am Stamme befestigt ist, die grösste absolute Festigkeit. Diese Festigkeit ist oft so gross, dass bei Zerreissungsversuchen die Trennung

in der Spreite erfolgt, selbst wenn der Querschnitt der Verbindungsschicht zwischen Blatt und Axe beträchtlich kleiner ist als der Querschnitt der belasteten Blattspreite.

Zur näheren Erläuterung führe ich folgende Beobachtungen an, welche von Herrn O. Varga in meinem Laboratorium angestellt wurden. Der Blüthenstiel einer Rose (Maréchal Niel) wird umgekehrt in den Zerreissapparat gebracht und ein Kronenblatt der sich eben öffnenden Blüthe wird in einer Länge von 19 mm. in der unteren Klemme des Zerreissapparates befestigt. Hierauf erfolgt die successive Belastung bis zur Zerreissung. Nach Auflage eines Gewichtes von 140 Gramm reisst das Kronenblatt quer durch; in der Einfügungszone des Kronenblattes ist kein Riss erfolgt, obgleich das Blatt mit einen relativ kleinen Querschnitt der Axe angefügt ist.

Am Grunde ist das Kronenblatt allerdings dicker als in der Mitte seiner Spreite. Die Zone der Einfügung (Grund des Blattes) hat eine Länge von durchschnittlich 2.7 und eine Breite von cca. 1.3 mm., mithin einen Querschnitt von 3.5 mm^2. Hingegen hatte die Zone des Rosenblattes, in welcher bei der Belastung das Durchreissen erfolgte, eine Länge von 19 und eine Breite (Dicke des Blattes) von 0.26 mm. Der Querschnitt dieser Zone hatte somit ein Fläche von 5.16 mm^2. In der erstgenannten Zone (Grund des Blattes) waren die Gefässbündel beträchtlich dicker als an der Risstelle. Es erfolgte, wie schon bemerkt der Durchriss in der grösseren Zone, deren Querschnitt sich zu jenem der kleinen Zone wie 1.4 : 1 verhielt, woraus wohl abzuleiten sein wird, dass die absolute Festigkeit in der Anheftungszone des Rosenblattes zum mindesten 1.4 grösser sein muss, als in der Abreissungszone, welche inmitten des Rosenblattes gelegen war.

Wenn nun die Rose sich weiter öffnet, so erfolgt nach und nach eine Auflockerung der Zellen in der grundständigen Gewebeschichte des Kronenblattes, welche als Trennungschicht fungirt, und die Belastungsgewichte, obgleich viel kleiner, als jene, welche im früheren Versuche zur Zerreissung des Kronblattes führten, rufen eine Trennung des Blattes an seinem Grunde her-

vor. Nach 24-stündigem Belassen der Rose im dunstgesättigten Raume genügte ein Gewicht von 20 Gramm, um ein Kronblatt an dem Orte seiner Befestigung von der Axe loszutrennen. Bei längerem Verweilen der Rose im feuchten Raum sinken die zur Loslösung der Blumenblätter führenden Belastungsgewichte rasch bis auf Null.

So wie die Kronenblätter der Rose scheinen sich alle jene Kronenblätter zu verhalten, welche sich (durch Trennungsschichten) organisch ablösen. Blüthen mit sich organisch ablösenden Blättern bilden die Regel. Über Blüthen, deren Kronenblätter sich nicht organisch abzulösen vermögen, komme ich in einem spätern Capitel zu sprechen.

Es scheint nicht selten vorzukommen, dass die absolute Festigkeit des Blüthenstiels geringer ist als die der zugehörigen Krone. Ich habe dies u. a. an den Blüthen von *Antirrhinum majus*, *Bignonia Catalpa*, *Erica* sp. etc. bemerkt. Wird nämlich die Inflorescenzaxe im Zerreissapparat eingespannt, und die Krone belastet, so reisst die Blüthe in einer Zone des Stieles ab, während die Krone intact bleibt. Bei *Antirrhinum* erfolgte beispielsweise die Zerreisung des Blüthenstieles bei einer Belastung von 150 Gramm. Die Krone blieb bei diese Belastung unverletzt. Werden derartige Blüthen von einem heftigen Stoss getroffen, so wird die ganze Blüthe abgeschlagen, bevor es zu einem Zerreisen oder Durchschlagen der Krone kommen kann.

Wie die Kronenblätter so lösen sich bekanntlich in der Regel auch die Laubblätter organisch durch Trennungsschichten von der Axe ab. Aber so wie es Blüthen giebt, deren Kronenblätter sich nicht organisch abzulösen vermögen, so giebt es auch Laubsprosse, deren Blätter sich nicht organisch ablösen (Gräser, *Tradencantia zebrina* und viele krautartige Monocotylen, doch auch manche Dicotylen, z. B. *Eupatorium adenophorum*, worauf Molisch [1]) zuerst aufmerksam machte, und viele Annuelle.

---

1) Unters. über der Laubfall. Sitzungsber. der Wiener Akad. 1886.

Bei den sich organisch nicht ablösenden Laubblättern behält bis ans Lebensende die Zone, in welcher das Blatt dem Stamme angefügt ist, ihre relativ grosse absolute Festigkeit.

Bei Blättern hingegen, welche sich organisch ablösen, sinkt mit Anlage der Trennungschichte plötzlich die absolute Festigkeit jener Zone des Blattsprosses, in welcher später die Ablösung erfolgt.

Ein Stoss, der senkrecht auf die Oberseite des Laubblattes ausgeübt wird, schädigt den Spross mehr, als ein Stoss, welcher senkrecht auf die Unterseite der Blätter geführt wird. Ein Stoss bestimmter Kraft, welcher auf die Oberseite des Blattes trifft, kann zur Abtrennung desselben führen, während er, in entgegengesetzter Richtung das Blatt treffend, den Spross noch nicht schädigt. Jedes Laubblatt reisst nämlich leichter vom Stamme ab, wenn die Kraft am Sprosse in der Richtung von der Spitze zur Basis als in umgekehrter Richtung wirkt.

Ein Blatt von *Acer Negundo* riss in normaler Lage bei einer Belastung von 480 Gramm. Wurde aber der Zweig in umgekehrter Richtung in der Zerreissapparat eingespannt, so erfolgte das Abreissen des Blattes erst bei einer Belastung von 1320 Gramm. Bei *Prunus domestica* erhielt ich als Zerreissgewicht des Blattes 192, bez. 554 Gramm, bei *Ligustrum vulgare* 142, bez. 305 Gramm. In allen diesen Fällen erfolgte das Abreissen in der eben im Entstehen begriffenen Trennungsschichte.

Ein von oben auf das Laub gerichteter Stoss wird also im Allgemeinen an einem aufrechten Spross leichter als an einem umgekehrten zur Ablösung der Blätter führen können. Beispielsweise wird eine Weide mit aufrechten Sprossen, gleiche Festigkeit in der Trennungsschichte vorausgesetzt, durch Hagelschlag leichter als eine Trauerweide eine Entblätterung erfahren.

Mit Eintritt des Loslösungsprocesses in der Trennungsschicht

wird die Cohaesion daselbst immer geringer und sinkt endlich auf Null [1]).

VIERTES CAPITEL.

BEOBACHTUNGEN UEBER DIE DIRECTE MECHANISCHE WIRKUNG DES REGENS AUF DIE PFLANZE.

Die Ergebnisse der beiden vorangegangenen Abschnitte haben gezeigt, wie gering die mechanische Kraft des Regens ist, und wie selbst zarte Pflanzentheile ausgerüstet sind, um weitaus stärkere Stösse als die bei heftigen Regen vorkommenden, ohne Beschädigung ertragen zu können; es ist mithin schon von vornherein so gut wie gewiss, dass die Beschädigungen, welche Pflanzentheile durch den Stoss fallender Regentropfen etwa erfahren, sehr gering sein werden, und dass alle auffälligen Schädigungen der Gewächse, welche nach heftigen Regen zu beobachten sind, nicht auf die directe mechanische Wirkung des Regens, sondern auf secundäre Verhältnisse zurückzuführen sind.

In diesem Capitel handelt es sich bloss um Beobachtungen,

---

1) Bekanntlich hat zuerst H. v. Mohl auf die organischen Veränderungen hingewiesen, welche am Grunde sich ablösender Blätter durch die Anlage der Trennungsschicht hervorgerufen werden. Nach seiner Ansicht erfolgt bloss im Grundgewebe des Blattstieles die organische Ablösung, während die Gefässbündel intact bleiben und bei der Trennung des Blattes abgebrochen werden sollen. Hiezu wären grössere Kräfte erforderlich, als thatsächlich beim Laubfall betheiligt sind. Ich habe zuerst (Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse, Sitzgsber. der Wien. Akadem. d. Wiss. 1871) auf die Thatsache hingewiesen, dass im Bereiche der Trennungsschicht das Gefässbündel eine Verschmälerung erfährt und dass an dieser Stelle die festen fibrosen Elemente auf ein Minimum reducirt erscheinen. Es bereitet sich also die Lostrennung des Blattes nicht nur im Grundgewebe (und Hautgewebe), sondern auch im Gefässbündel des Blattes vor. Diese Einschnürung des Gefässbündels im Bereiche der Trennungsschicht und die daselbst stattfindende Reduction der fibrosen Elemente ist in Anschluss an meine Auffindung später von Molisch (l. c.) an zahlreichen Gewächsen nachgewiesen worden.

welche sich auf die directe mechanische Wirkung des Regens beziehen; die secundären Folgen des Regens werden weiter unten in einem besonderen Capitel mitgeteilt werden.

a. Beschädigungen.

Während meines ganzen Aufenthaltes in Buitenzorg habe ich, trotz aufmerksamster Beobachtung nicht einen einzigen Fall einer primären schädigenden Wirkung des Regens auf die Pflanze ausfindig machen können, wenn ich von jenen Organen absehe, welche auf einer festen Unterlage aufliegen, mithin dem Stosse der Regentropfen nicht ausweichen können. Alle Blätter, welche während starker Regenfälle niederfielen, waren bereits organisch durch Trennungsschichten abgelöst, und wären auch bei einem schwachen Luftzug, oder durch das eigene Gewicht abgelöst worden. Ein gleiches gilt für Blüthen und deren Theilen. Ich komme im nächsten Capitel hierauf zurück.

Was nun die Pflanzenorgane anlangt, welche einer festen Unterlage mehr oder weniger dicht aufgelagert sind, und die wie oben gezeigt wurde, selbst durch sehr schwache Stösse beschädigt werden können, so habe ich dort unter den frei exponirten wildwachsenden oder cultivirten Pflanzen solche Organe fast vergeblich gesucht. Die durch die Kronen der Bäume vor stärker Regenwirkung geschützen Gewächse, namentlich solche, welche sich wie etwa *Taeniophyllum*, Lebermoose und andere Epiphyten der Rinde der Bäume dicht anlegen, kommen hier natürlich nicht in Betracht, und frei exponirte Pflanzen mit grundständigen dem Boden aufliegenden Blättern habe ich in den Tropen fast gar nicht gesehen.

Das einzige, was ich an solchen Pflanzen dort genauer zu beobachten Gelegenheit hatte, waren kleine Tabakpflänzchen, welche zu Versuchszwecken auf Beeten vor dem Laboratorium gezogen wurden. Die grünen laubblattartigen Keimblätter dieser Planze liegen dem feinkörnigen, auch kleine Gesteinsfragmente enthaltenden Boden ziemlich dicht auf. Man sollte nun erwarten, dass diese zarten auf harter Unterlage befind-

lichen Blättchen durch schweren Regenfall zerschmettert werden müssten; allein ich habe an diesen Blättchen nur geringe Schädigungen wahrgenommen. Die dem Boden anliegenden Unterseiten der Blättchen habe ich hin und wieder mehr oder minder stark angeritzt gesehen; es waren aber sichtlich schwächere Pflänzchen, welche diese Schädigung aufwiesen. Ich habe nach stärkeren Regen beobachtete Verletzungen der Tabakspflänzchen dem Vorstande der Tabaksculturabtheilung im Buitenzorger Bot. Garten, Herrn Dr. Breda de Haan vorgewiesen. Nach seiner Meinung zeigen nur die von Blattläusen befallenen Individuen die Schädigung, bezüglich welcher es fraglich zu sein scheint, wie weit der Regen und wie weit die Insecten direct an der Beschädigung Schuld tragen. Dass zarte Pflanzentheile von Blattläusen angegriffen werden, ist bekannt. Nicht selten verwunden diese Insecten mit ihren Saugrüsseln die Unterseiten zarter Blätter, welche in Folge des Anstichs mehr oder weniger stark verkümmern [1]).

Wahrscheinlich werden die durch die Blattläuse hervorgerufenen Wunden durch die niederfallenden schweren Regentropfen vergrössert. Ich habe diese Sache nich näher verfolgt; das ist aber sicher, dass die gesunden mit ihren zarten Cotyledonen dem Boden aufliegenden frei exponirten Tabakpflänzchen trotz ihrer Zartheit selbst durch starken Regen nicht beschädigt werden. —

In unseren Gegenden dürften Schädigungen der Unterseiten sogenannter Wurzelblätter durch Regen häufiger vorkommen, weil Pflanzen mit grundständigen Blattrosetten bei uns etwas gewöhnliches sind, und heftige Platzregen den tropischen Regen wohl an Dauer, nicht oder nur wenig an Gewalt nachstehen. Ich habe solche durch Regen hervorgerufene Verletzungen an den Unterseiten der Wurzelblätter von *Plantago major* und *Taraxacum officinale* beobachtet. Die Pflanzen standen auf feinkörnig-sandigem Boden; der Regen hatte die grundständigen Blätter an die spitzen Sandkörner des Bodens angedrückt, wodurch die Unterseiten der Blätter verletzt wurden. Trotz die-

---

1) Sie hierüber: Frank, Pflanzenkrankheiten, p. 704—707.

ser Verletzungen blieben die Blätter am Leben. Obgleich ich nach schweren Regenfällen die Wurzelblätter zahlreicher Pflanzen untersuchte, habe ich selbst an den dem Boden unmittelbaren aufliegenden Blätter keine weiteren Verwundungen beobachtet, und muss nur bemerken, dass ich die Wurzelblätter zahlreicher Individuen von *Plantago major* und *Taraxacum officinale* völlig intact gefunden habe.

Von Blättern javanischer Gewächse, welche sich durch besonders starke Brüchigkeit auszeichnen, deshalb, wenigstens nach der herrschenden Ansicht, leicht Gefahr laufen, durch schwere Regenfälle beschädigt zu werden, untersuchte ich jene von *Tetracera rigida* und die jungen, noch weisslichen Blätter der Bäume mit „ausschüttendem" Laube, am eingehendsten jene von *Ionesia* (*Saraca*) *declinata* Jack, weil diese unter den genannten Bäumen den höchsten Grad der Brüchigkeit besitzen.

Dass das Blatt der *Tetracera* sich sehr leicht durchschlagen lässt, wurde oben (p. 307) bereits gesagt. Die untere Grenze der lebendigen Kraft des Stosses, welche zum Durchschlagen der Spreite führt, habe ich nicht bestimmt, so dass ich von vornherein nicht angeben konnte, ob ein fallender Regentropfen imstande sein könnte, das Blatt dieser Pflanze zu verletzen. Ich musste deshalb die Wirkung des Regens direct beobachten. Es wurden Blätter dieser Pflanze, junge und vollkommene erwachsene, auf zwei Holzleisten derart fixirt, dass die mittlere Partie des Blattes in einer Strecke von mehreren Centimetern frei zu liegen kam, aber dem Stosse nicht ausweichen konnte. So adjustirte Blätter wurden dem heftigsten Regen ausgesetzt. Es machte sich keinerlei Beschädigung der Blattspreite bemerklich.

Wenn also schon das fixirte Blatt, dem Stosse der Regentropfen preisgegeben, keinen Spur einer Verletzung zu erkennen gab, so konnte eine solche noch weniger an einem natürlich befestigen Blatte stattfinden. Ich habe zahlreiche noch am Stamme befindliche Blätter dieses Strauches markirt, um sie nach dem Regen wieder zu erkennen, und habe trotz oftmaliger und genauer Beobachtung an denselben keinerlei Beschädigung beobachtet.

Die Blätter mit „ausschüttendem" Laube (*Brownea*, *Amherstia*,

Cynometra u. s. w.) wachsen bekanntlich in unergrüntem Zustande zu einer Länge von 10 cm. und darüber heran, hängen vertical herab und sind durchaus durch hohe Brüchigkeit ausgezeichnet. Bei *Ionesia* erreicht diese Brüchigkeit den höchsten Grad. Kräftig hin- und herbewegt, brechen sie sehr leicht. Bringt man einen Längsstreifen des Blattes in eine mit Wasser halbgefüllte Eprouvette, und schüttelt man die Flüssigkeit stark durch, so zerfällt das Blatt in zahlreiche Stücke. Durch die Imbibition mit Wasser steigert sich die Brüchigheit des Blattes, was nach den oben (p. 309) angeführten Beobachtungen über die Abnahme der Cohaesion der Blattsubstanz infolge von Imbibition verständlich wird [1]).

Aus diesen Versuchen ersieht man die geradezu exceptionelle Brüchigkeit des jungen Blattes der *Ionesia*. Die verticale Lage des jungen Blattes wird also — wenigstens anscheinend — als ein Schutzmittel gegen den Stoss der niederfallenden Regentropfen sich darstellen, da die letzteren bei ruhiger Luft vertical herabfallen, mithin das senkrecht herabhängende Blatt entweder gar nicht treffen oder nur leise berühren werden [2]).

Allein selbst diese so zerbrechlichen jungen Blätter der *Jonesia* sind eines solches Schutzes nicht bedürftig [3]), denn der Stoss der schwersten Regentropfen verletzt diese Blätter nicht einmal, wenn sie in die horizontale Lage gebracht werden. Nur wenn das junge imbibirte Blatt in der horizontale Lage fixirt wird, tritt manchmal durch den Regen eine Reissen des Blattes

---

1) Aber auch durch starken Wasserentzug mittelst absolutem Alkohol wird die Brüchigkeit der Blattsubstanz dieses Baumes gesteigert, ja in noch höherem Grade, als durch gesteigerte Imbibition mit Wasser. Legt man einen schmalen Längsstreifen des Blattes der *Jonesia* auf einige Minuten in absoluten Alkohol ein, so zerfällt derselbe, in einer Eprouvette mit dieser Flüssigkeit geschüttelt, alsbald in noch viel feinere Partikel, als durch Schütteln mit Wasser.

Mit verdünnter Salzsäure geschüttelt, wird das Blattgewebe rasch in eine breiartige Masse umgewandelt.

2) Stahl, l. c. p. 149.

3) Ueber die biologische Bedeutung der Hängelage der jungen Blätter der *Jonesia*, so weit es sich um die schädigende Wirkung des Regens handelt, werde ich mich noch im Schlusscapitel aussprechen. S. auch Wiesner, Beobachtungen über Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls tropischer Gewächse. l. c. p. 25.

ein. Ich habe nach bei ruhiger Luft niedergegangenem Regen die am Stamme befindlichen Blätter dieses Baumes oft und genau beobachtet, konnte aber keine Verletzung an denselben wahrnehmen. Hingegen treten Verletzungen infolge stärkeren Windes ein, was bei der ausserordentlichen Sprödigkeit des Blattes nicht befremden kann. Dass bei gleichzeitiger Wirkung von Wind und Regen die jungen Blätter der *Jonesia* noch mehr Schaden nehmen, als wenn ein Wind gleicher Stärke, ohne von Regen begleitet zu sein, auf sie einwirkt, wird verständlich, wenn man die schon erwähnte Wirkung starker Imbibition auf die mechanischen Eigenschaften dieser Organe beachtet. —

Beschädigungen von Blüthen durch die directe mechanische Wirkung des Regens habe ich in Buitenzorg niemals beobachtet, so sehr ich nach schweren Regenfalle bemüht war, etwaige derartige Verletzungen wahrzunehmen. Über Abfall von Blüthen oder Corollen infolge secundärer Regenwirkung wird erst im folgenden Capitel die Rede sein.

Hingegen habe ich nach Platzregen in unseren Gegenden einige, freilich im Ganzen doch nur unerhebliche Beschädigungen von Blüthen constatirt. Nach einem heftigen zu Kirchdorf in Oberösterreich am 28. August 1894 niedergegangen Gewitterregen fand ich fast alle Blüthen unverletzt, nur die Blumenkronen von *Cichorium Intybus* hatten deutliche Beschädigungen erlitten, indem die zarten Kronenblätter durch die schweren niederfallenden Regentropfen auf die harten Blätter der Hüllkelche angedrückt und stellenweise zerquescht wurden. Wenn die Krone der genannten Pflanze auf einer Unterlage ruht, so genügt ein Stoss von 0.00004 Kg.M. lebendige Kraft, um eine Quetschwunde hervorzubringen. Da schwere Regentropfen mit einer lebendigen Kraft = 0.0004 Kg.M. zur Erde fallen, also einen Stoss ausüben, welcher 10 mal grösser ist als die genannte Schwelle, so wird man diese beobachtete Schädigung der Kronenblätter ganz verständlich finden.

Ferner beobachtete ich noch an einer durch Zufall in die horizontale Lage gebrachten Blüthenstandsaxe von *Verbascum nigrum* eine Quetschung der Corollen an den der Oberseite der nieder-

gelegten Inflorescenz angehörigen Blüthen. Auch diese Verletzung wurde dadurch hervorgebracht, dass die Corollen durch den Regen gegen den Kelch gepresst wurden. An normalen, aufrechten Inflorescenzen war eine durch den Regen hervorgerufene Beschädigung der Kronenblätter nicht zu beobachten. Da die Öffnung der Blüthen in normalem Falle etwa in eine verticale Ebene zu liegen kömmt und auch die Apertur des Kelches dieser Richtung folgt, so kann bei verticalem Fall der Regentropfen die Corolle der genannten Pflanze keine Verletzung erfahren. —

Ich gelange nun zu meinen Wahrnehmungen über den Einfluss des Regens auf die Blätter von *Musa* und von *Heliconia dasyantha*. Diese meine Beobachtungen hatten den Zweck, Stahl's Angaben bezüglich der Wirkung des Regens auf diese Pflanzen zu prüfen.

Stahl hat aus dem windgeschützten Standort der wilden Bananen und aus der Zerschlitzung der bereits in die stark zum Horizont geneigte Lage gekommenen ausgewachsenen Blättern dieser Gewächse geschlossen, dass starker Regen imstande sei, das *Musa*-Blatt zu zertheilen. Directe Beobachtungen hierüber hat Stahl während seines Aufenthaltes in den Tropen nicht angestellt; er spricht deshalb seine Meinung mit einigem Vorbehalt aus, indem er die Zerschlitzung des Bananenblattes durch den Regen nicht als erwiesen, sondern bloss als sehr wahrscheinlich hinstellt [1]) und ausdrücklich bemerkt, dass nach brieflichen Mittheilungen, welche er von Dr. Treub erhielt, bisher eine durch Regenfall bewirkte Zerschlitzung der Bananenblätter in Buitenzorg nicht beobachtet wurde.

Ich habe schon vor meiner Abreise nach Buitenzorg in Wien Versuche mit Bananenblätter angestellt, um zu sehen, wie sich dieselben einem exorbitanten künstlich eingeleiteten Regen gegenüber verhalten. In natürlicher Lage befindliche Blätter von *Musa sapientum* wurden unter Anwendung einer Brause einem künstlich eingeleitetem Regen ausgesetzt, welcher allerdings nur

---

1) l. c. p. 159.

aus einer Höhe von 3 Met. niederfiel, aber auf die Schale der oben beschriebenen Parallelogrammwage einen Druck ausübte, welcher, wie ich später fand, 8—10-mal grösser war, als der Druck, der auf die gleiche Fläche von dem stärksten Tropenregen ausgeübt wird. Dieser Wasserschwall hatte selbst nach dreiviertelstündiger continuirlicher Einwirkung nicht die geringste mechanische Schädigung an den *Musa*-Blättern hervorgerufen. Ich kannte damals die Grösse der lebendigen Kraft noch nicht, mit welcher die schwersten Regentropfen zur Erde fallen. Nach den von mir angestellten directen Beobachtungen über die lebendige Kraft der schwersten Regentropfen und der Zahl der in der Zeiteinheit auf ein bestimmte Fläche niederfallenden Tropfen, sind die Bananenblätter in den Tropen bei starkem Regen einem Stosse ausgesetzt, dessen lebendige Kraft im Vergleiche zu der im Wiener Versuch thätig gewesenen ungemein gering ist, nämlich schätzungsweise bloss etwa den hundersten Theil der letzteren betrug.

Ich will hier einschalten, dass zugleich mit *Musa* noch andere Pflanzen der Wirkung des drieviertelstündigen künstlichen Regens ausgesetzt waren: *Carludovica palmata*, *Asplenium viviparum*, die zarte *Centradenia rosea*, endlich blühende Exemplare von *Impatiens Balsamina*. Keine einzige dieser Pflanzen wurde beschädigt, die Blüthen der Balsamine wurden nicht abgerissen, ja in keinerlei Weise beschädigt, nur die Sprosse der *Centradenia*, welche in Folge der Zahl und Anordnung der Blätter den fallenden Regentropfen eine grosse Angriffsfläche boten, wurden stark nach abwärts gebogen, erhoben sich aber sofort nach Aufhören des Gusses.. Infolge secundärer Wirkung des Regens fielen Tags darauf die Corollen der Balsaminenblüthen und ein Theil der Blätter der *Centradenia* ab. Die mechanische Wirkung dieses künstlich eingeleiteten Regens war so gut wie Null; aber ein Regen von der Intensität des eben geschilderten künstlichen Gusses kommt in der Natur gar nicht vor. [1])

1) Die Höhe des künstlich eingeleiteten Regens war beiläufig 100-mal grösser, als die des stärksten von mir beobachteten tropischen Regens, welche letstere 0.04 mm. pro Secunde betrug. In dem von mir eingeleiteten künstlichen Regen wurde also

Ich kehre zu *Musa* zurück. Während meines Aufenthaltes in den Tropen hatte ich reichlich Gelegenheit, die etwaige Wirkung starker Regen auf das Bananenblatt genau zu verfolgen. Ich controlirte bestimmte markirte Blätter, vor und nach dem Regengusse, konnte aber niemals irgend welche Beschädigung constatiren.

Was die mechanische Wirkung des Regens auf die Blätter der *Heliconia donyantha* anlangt, so habe ich die in Stahl's Abhandlung hierüber enthaltenen Daten bereits oben (p. 285 ffd.) mitgetheilt, weshalb hier bloss über meine eigenen diesbezüglichen Wahrnehmungen zu berichten sein wird.

Es stand mir zu meinen Beobachtungen und Versuchen ein eingetopftes über 2 Met. hohes Exemplar der genannten Pflanze zur Verfügung, welches während der vierzehntägigen Beobachtungszeit gesund und frisch blieb. Ich liess es in der Regel in dem bedeckten aber luftigen Vorraum des Laboratoriums stehen; nur zeitweise wurde es starkem Regen ausgesetzt. Es schien mir zweckmässig, nicht nur die Topferde nach Erforderniss zu begiessen, sondern auch die Blätter häufig mit Wasser zu besprengen, um die Pflanze in möglichst natürlichen Verhältnissen zu erhalten.

Ich fand, dass eine Theilung der Spreite eintrat, ohne dass hierzu Regen erforderlich gewesen wäre, ferner, dass während mehrmaliger Einwirkung eines starken Regens, den ich jedesmal 4—5 Minuten auffallen liess, eine Spaltung der Spreite nicht eintrat.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass an meiner Pflanze die durch das Wachsthum des Blattes hervorgerufenen Spannungen der Gewebe die Zerschlitzung desselben herbeiführten. Dass eine Verstärkung dieser Spannungen durch den nieder-

---

eine Regenhöhe von 4 mm. pro Secunde erreicht. Berechnet man die Höhe eines natürlichen Regens von gleicher Stosskraft unter Berücksichtigung der faktischen Endgeschwindigkeit der auffallenden Regentropfen, so kömmt man auf eine Regenhöhe von etwa 0.4 mm. pro Secunde. Würde ein solcher Regen thatsächlich niedergehen, so wäre in etwa drei Stunden die colossale jährliche Regenmenge von Buitenzorg (mehr als 4000 mm.) erreicht. Dieses Rechungsergebniss dürfte wohl lehren, dass ein Regen von der Stosskraft des oben genannten künstlichen Regens in der Natur nicht vorkommt.

fallenden Regen eintreten kann, stelle ich nicht in Abrede. Es kann diese Verstärkung der Spannung auch dazu beitragen, das Zerschlitzen zu beschleunigen. Ich bin deshalb weit entfernt, die von Stahl mitgetheilten Beobachtungen G. Karsten's in Zweifel zu ziehen, meine aber, dass die Zerreissung der Spreite seiner Versuchspflanze infolge des doch nur sehr geringen Stosses von ein paar Regentropfen insoferne blosser Zufall war, als im Momente des Regenfalles die Spannungen bereits eine solche Höhe erreicht hatten, dass die kleinste Überschreitung derselben schon zur Rissbildung führen muste.

G. Karsten legt auf die Spannungen im Blatte der *Heliconia* mit Recht Gewicht, und er dürfte wohl der Ansicht sein, dass der Regen mehr in Sinne einer Auslösung als durch directen mechanischen Angriff die Zerschlitzung der Spreite hervoruft, oder genauer gesagt, dass die lebendige Kraft der fallenden Regentropfen die im Blatte an sich schon vorhandenen Spannungen um einen gewissen Betrag, und zwar so weit verstärkt habe, dass es zur Zerreissung der Spreite kommen konnte. Der Betrag an Kraft, welcher erforderlich ist, um eine Spannung auf eine ganz bestimmte Höhe zu treiben, kann aber auch ausserordentlich gering sein; dann ist die mechanische Leistung dieser Kraft eine sehr minimale, und kann auch durch die nunmehr bekannte (sehr geringe) lebendige Kraft eines schweren fallenden Regentropfes hervorgebracht werden.

Wenn nun auch Karsten's Beobachtungen mit den von mir angestellten in Einklang zu bringen sind, so bin ich mit ihm jedoch in einem Punkte nicht gleicher Meinung. Wenn eine Spannungsvermehrung im Blatte der *Heliconia* durch eine äussere Kraft zugegeben wird, dann ist nicht einzusehen, warum die im Vergleich zum Regen weitaus höhere Kraft der bewegten Luft (vgl. ober p. 295) nicht auch die im Blatte an und für sich schon vorhandenen Spannung so weit steigern könnte, um ein Zerreissen der Spreite herbeizuführen.

Stahl's Beobachtungen des Abfallens von dem Regen stark exponirten Trichtern des *Asplenum Nidus* wird wohl jeder bestätigen, welcher sich längere Zeit im westlichen Java aufgehalten

hat. Ich möchte aber die Ablösung nicht allein auf die Stosskraft des Regens, und auf die durch Wassersamlung im Trichter erfolgende starke Belastung allein zurückführen, sondern neige der Ansicht zu, dass die Wirkung des Wassers und wohl noch andere Umstände die an sich nicht innige Verbindung dieses Epiphyten mit der Rinde des Schutzbaumes so lockert, dass schon durch die Ansammlung des Regenwassers im Trichter dieser einer so starken Belastung ausgezetzt ist, dass die Verbindung des Epiphyten mit der Rinde, auf welcher er in einer zum Horizont nur wenig geneigten Fläche aufsitzt, schliesslich gänzlich aufgehoben wird.

Was weiter das Lagern des Getreides anlangt, so gehen meine in Kirchdorf (Oberösterreich) durch einige Sommer hindurch fortgesetzten Beobachtungen dahin, dass selbst die heftigsten bei ruhiger Luft niedergehenden Platzregen kein Lagern herbeiführen, wohl aber heftiger Wind, oder ein von Regen begleiteter Wind. Sollte aber, was ich nach meinen bisherigen Beobachtungen nicht für wahrscheinlich halte, der Regen an sich ein Lagern herbeiführen, etwa zur Zeit der Fruchtreife, wenn also die an sich schon schweren Fruchtstände durch das Regenwasser eine übermässige Belastung erfahren, so beträfe diese Regenwirkung doch nicht eine normale, sondern eine durch das Etiolement der unteren Stengelglieder in ihren Festigkeitsverhältnissen stark herabgebrachte Pflanze. —

Um durch eigene Beobachtungen mich über das Verhalten frei exponirter krautiger, überhaupt zarterer Pflanzen zum Regen zu unterrichten, liess ich mehrere derartige Pflanzen eintopfen und an einer dem Regen vollkommnen zugänglichen Stelle des Buitenzorger Gartens vor den Fenstern meines Wohnzimmers aufstellen, um sie während der stärksten Regen mit Ruhe beobachten zu können. Da Topfpflanzen in den Tropen im länger andauernden Sonnenscheine Gefahr laufen, durch Eintrocknung zu Grunde zu gehen, so liess ich die Töpfe in den Boden eingraben. Als Versuchspflanzen dienten: ein *Coleus*, ein sehr zartblättriges *Adianthum*, eine noch ganz krautige *Iatropha*, endlich *Mimosa pudica*. Diese Versuchspflanzen waren volkommen

gesund und kräftig. Eine Versuchsreihe begann am 21. December 1893. Die Pflanzen waren täglich, und an einigen Tagen (23. Dec. 26 mm., 27. Dec. 27 mm., 28. Dec. 16 mm. Regenhöhe) sehr starken Regen ausgesetzt, ohne dass die geringste mechanische Schädigung an den zarten Pflanzentheilen bemerkbar geworden wäre. Der 29. Dec. war ein vollkommen regenfreier Tag, der Vormittag war sonnig und am Mittag war die Sonne vollkommen unbedeckt. An diesem Tage gingen alle Versuchspflanzen, welche auch an diesem Tage nicht begossen wurden, durch Verdorren zu Grunde. Ich führe dies besonders an, weil noch immer die Meinung verbreitet ist, dass im heiss-feuchten Tropengebiete die Transpiration sehr gering sei. Die angeführte Beobachtung lehrt aber, welche enorme Transpiration selbst bei der hohen Luftfeuchtigkeit in den Tropen sich einstellen kann und sich immer einstellt, wenn die Organe insolirt sind. Man denkt bei Beurtheilung der Transpirationsverhältnisse der Pflanzen des heiss-feuchten Tropengebietes gewöhnlich nur an die dort herrschende zumeist enorm hohe Luftfeuchtigkeit und übersieht die von mir schon vor langen Zeit constatirte Steigerung der Verdunstung grüner Pflanzentheile im Lichte infolge Umsetzung des in das Chlorophyll einstrahlenden Lichtes in Wärme. [1])

Die zweite Versuchsreihe begann am 30. December 1893. Es wurden wieder dieselben Pflanzenarten zum Versuch verwendet. Die Pflanzen erhielten sich sehr gut bis zum 16. Januar 1894, einem regenlosen z. Th. sonnigen Tage, an welchem alle Versuchspflanzen infolge übermässiger Transpiration den Zustand des höchsten Welkens darboten, *Adianthum* aber vollkommen verdorrte. Innerhalb dieser Zeit waren die Pflanzen sehr heftigen Regengüssen ausgesetzt, beispielsweise am 8. Januar, an welchem Tage ich (zwischen $12^h\ 10^m$ und $12^h\ 24^m$ p. m.) eine enorm grosse Regenhöhe constatirte. Würde diese Regenhöhe in gleicher Stärke

---

1) Wiesner, Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Berichte der Wiener Akademie der Wiss. B. 74 (1876).

angehalten haben, so wäre in 40 Stunden die jährliche Regenmenge von Buitenzorg erreicht worden. Selbst diese excessiv starken Regen ertragen die genannten Pflanzen, ohne Verletzung irgend eines ihrer Organe.

Ich habe mich indess anderweitig genugsam überzeugt, dass krautige Pflanzentheile selbst bei den stärksten Regenfällen keine Schädigung erfahren. *Mimosa pudica* ist in Buitenzorg in Tausenden von Exemplaren an frei exponirten Standorten zu finden; ich habe an dieser Pflanze nach Regen niemals eine Verletzung bemerkt. Zarte *Adianthum*-Arten sind im Buitenzorger Garten in Beeten gepflanzt und der vollen Wirkung des Regens angesetzt; auch diese Pflanzen fand ich nach Regen unbeschädigt. Freilich wird man *Mimosa* und *Adianthum* trotz ihrer zarten kleinen Blättchen für Gewächse halten, welche infolge der hohen Elasticität der Aeste, beziehungsweise Wedelstiele gegen Stoss besonders gut eingerichtet sind. Aber *Coleus* widersteht dem Regen eben so gut. Auf dem auf der „Insel" befindlichen Theile des botanischen Gartens stehen zahlreiche Annuelle und andern krautige Pflanzen, darunter viele „Blumen" unserer Gärten. Auch an diesen konnte ich keine Beschädigungen nach schweren Regengüssen wahrnehmen. Wohl aber werden die meisten dieser Pflanzen, besonders diejenigen, welche aus trockenem Vegetationsgebiete stammen, infolge ihres ombrophoben Charakters in Buitenzorg sehr blattarm, was ich schon oben (p. 284) unter Hinwies auf bereits veröffentlichte Beobachtungen hervorgehoben habe.

Aus allen von mir angestellten Beobachtungen folgt, dass die directe mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze eine ausserordentlich geringe ist, dass mechanische Beschädigungen an Pflanzentheilen (wie z. B. an den Kronen von *Cichorium Intybus*) nur ausserordentlich selten vorkommen, aber auch dann nur ganz geringfügig sind. Freibewegliche Pflanzentheile sind infolge ihrer ausserordentlichen Biegungselasticität befähigt, viel heftigere Stösse, als die schwersten zur Erde

niederfallenden Regentropfen auszuüben vermögen, zu ertragen, indem sie die Fähigkeit besitzen, bei der leisesten Berührung eines fallenden Körpers jene Geschwindigkeit anzunehmen, welche derselbe im Momente der Berührung mit dem gestossen Körper gewinnt. Die geringfügige mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze steht im vollen Einklang mit der auf exacte Weise festgestellten geringen lebendigen Kraft, mit welcher selbst die schwersten Regentropfen zur Erde fallen.

Combinirte Wirkung von Regen und Wind. Die stärkste mechanische Regenwirkung ist, wie wir gesehen haben sehr gering, kaum stärker als jene, welche ein Luftzug oder ein sehr schwacher Wind (s. oben p. 294) ausübt. Hingegen kann der Wind, wie die unmittelbare Beobachtung lehrt, der Pflanze schwere Beschädigungen zufügen, da sich die mechanische Kraft desselben in enormer Weise steigern kann. Bis zu welchem Grade die Windgeschwindigkeit und der Winddruck sich steigern können, ist allgemein bekannt und es wäre unnöthig, hierfür Beispiele zu geben.

Wenn Regen und Wind sich combiniren, so wird bei nicht zu geringer Windgeschwindigkeit der Wind das ausschlaggebende Moment sein.

Bei dieser Combination kommt aber nicht bloss die Summe der Kräfte von Wind und Regen, beziehungsweise deren Resultirende, sondern noch manches andere Moment in Betracht, was berücksichtigt werden muss, um die vereinte Wirkung beider Factoren richtig beurtheilen zu können. Vor allem die Änderung der mechanischen Zustände der beregneten Organe infolge starker Imbibition. Ich verweise auf die oben angeführten diesbezüglichen Daten, welche ergeben, dass die Widerstandskraft der lebenden Pflanzenorgane gegen Stoss durch die Imbibition verringert wird. Es ist schon oben angeführt worden, dass man diesen Satz allerdings nicht verallgemeinern kann, indem beispielsweise durch eine auch die Membranen betreffende Wasserentziehung, welche

bei Plasmolyse vorkommt, entgegengesetzte Zustände eintreten können; allein aus den bisher bekannten Thatsachen lässt sich ersehen, dass normale, nicht welkende Pflanzentheile durch eine Imbibition, wie eine solche durch andauernden Regen herbeigeführt wird, eine Herabsetzung der Stossfestigkeit erfahren. Ich betrachte deshalb die bekanntlich auf die Pflanze stark schädigend wirkende Combination von Regen und Wind nicht, wie es bisher geschehen ist, als eine Wirkung des Regens, dessen Geschwindigkeit durch den Wind so weit gesteigert wird, dass die Pflanzenorgane durch den Stoss geschädigt werden, sondern in erster Linie als eine Stosswirkung des Windes, welche die Pflanze umsomehr schädigt, als durch die Imbibition der Organe ihre Widerstandskraft gegen den Stoss vermindert wurde.

Nach Stahl [1]) wirkt der Regen insofern schädigend auf die Pflanze ein, als durch das an dem Laube anhaftende Wasser die tragenden Stammorgane übermässig beschwert werden und es infolge dessen leicht zum Abbrechen von Zweigen und Aesten kommen kann. Er sieht in der raschen Entlastung des Laubes während starker Regen durch die Träufelspritze und durch die leicht und vollständig benetzbare Oberfläche des Blattes — Eigenthümlichkeiten, welche für das tropische Laubblatt charakteritisch sind — zweckmässige Einrichtungen, also Anpassungen an die gegebenen Vegetationsbedingungen.

Dieser Auffassung zufolge würden jene Gewächse, welche zu einer solchen raschen Ableitung des Regenwassers nicht befähigt sind, bei Wind in erhöhtem Maasse Gefahr laufen, ein Knicken und Abbrechen des Astwerks zu erfahren.

Wollte man die Relation weiter verfolgen, so würde es sich vielleicht empfehlen, die Festigkeit des Zweig- und Astholzes mit Rücksicht auf die mehr oder minder vollkommene Einrichtung des Blattwerks, das Regenwasser abzuleiten, bei verschiedenen Holzgewächsen vergleichend zu untersuchen. Je unvollkommener,

1) l. c. p. 121 ff.

bei gleichem Verhältniss von Laub- und Zweigmasse, die Ableitung des Wassers von der Blätter erfolgt, je grösser also bei Regen die aussergewöhnliche Belastung des Laubes durch das adhärirende Regenwasser ist, desto grösser müsste, vollkommene Anpassung vorausgesetzt, die Festigkeit des Zweig- und Astholzes sein.

b. Erschütterungen durch Regenfall.

Es schien mir der Untersuchung werth, den Grad der Erschütterung der Theile bestimmter Pflanzen mit der in der Zeiteinheit erreichten Regenhöhe zu vergleichen. Solche Vergleiche sind bezüglich der Windstärke angestellt worden, und es lässt sich bekanntlich schätzungsweise nach den an bestimmten Bäumen erkennbaren Bewegungen der Aeste, Zweige und Blätter die Windgeschwindigkeit bestimmen. So gelingt es auch aus der Bewegung der Pflanzenorgane auf die Stärke des Regenfalls approximativ zu schliessen. Nur muss der in der Regel sehr ungleichmässige Beginn des Regens ausser Betracht gelassen werden.

Es gelingt, wie ich gezeigt habe [1]), die Regenhöhe für Zeiträume von wenigen Secunden ziemlich genau zu bestimmen. Ich habe zahlreiche derartige Bestimmungen von Regenhöhen vorgenommen und habe vielfach die Stärke des Regenfalles mit der Stärke der Bewegung der Pflanzentheile verglichen. Selbstverständlich ist dieser Vergleich nur erlaubt, wenn die Regenhöhe für sehr kurze Zeiträume ermittelt wird. Denn wenn man die gewöhnlichen meteorologischen Daten über Regenhöhen (pro Stunde oder Tag) mit der Bewegungsstärke der Pflanzentheile vergleichen wollte, so hätte dieses kein Sinn, weil die Regenhöhe in längeren Zeiträume wohl immer wechselt, die Bewegung der Pflanzentheile im Regen aber nur der Ausdruck der unmittelbar wirkenden Regenstärke ist.

Durch zahlreiche Beobachtungen konnte ich zunächst con-

---

1) Untersuchungen über den tropischen Regen, l. c. p. 1410.

statiren, dass, wenn vom gewöhnlich sehr unregelmässigen Beginn des Regens abgesehen wird, eine ziemliche Proportionalität zwischen der Regenhöhe und der mechanischen Wirkung des Regens bestehe, denn bei bestimmten Regenhöhen wurden stets bestimmte Wirkungen an den Pflanzen wahrgenommen. So blieb beispielsweise ein ungemein zartblättriges *Adianthum* bei einer Regenhöhe von 0—0.030 mm. pro Minute völlig bewegungslos; wie aber diese Regenhöhe überschritten wurde, trat ein leises Schwingen der Blättchen ein, welches bei einer Regenhöhe von 0.065 pro Minute schon aus weiter Entfernung sichtbar war.

Ich habe zu meinen vergleichenden Beobachtungen einige mir in der genannten Beziehung charakteristisch erschienene Pflanzen gewählt, welche ich von meinem Wohnzimmer (im Hause des Herrn Director Treub) aus, leicht überschen konnte. Nur um die Wirkung des Regen auf *Ficus elastica* beobachten zu können, musste ich einen anderen Standort wählen.

Regenhöhe pro Minute.	*Name der Pflanze.*	*Grad der Erschütterung.*
0—0.030 mm.		An keiner der in dieser Zusammenstellung genannten Pflanzen wurde eine Bewegung wahrgenommen.
0.035	*Adianthum* sp. Pflanze mit sehr zarten Blättchen.	Eben wahrnehmbares Zittern der Blättchen des Wedels.
0.060	*Adianthum* sp.	Leise Bewegungen der Fiederblättchen, schon in einiger Entfernung deutlich wahrnehmbar.
0.090	*Plumbago capensis.*	Leises Schwingen der geneigten Stengel.
id.	*Jatropha* sp.	Leises Zittern der Blätter.
0.112	*id.*	id. id.

id.	*Adianthum* sp.	Lebhafte zitternde Bewegung der Fiederblättchen.
0.128	*Coleus* sp.	Deutliches Zittern der Blätter.
0.135	*Phoenix* sp.	Eben wahrnehmbares Zittern der Blätter.
id.	*Plumbago*	Geneigte Zweige in schwingender, Blättchen in zitternder Bewegung.
0.155	*id.*	Dieselbe Bewegung aber sehr lebhaft.
0.180	*Ficus elastica.*	Leise Bewegung der Blätter.
0.250	*Plumbago.*	Starke schwingende Bewegung der geneigten Zweige und starkes Zittern der an aufrechten Sprossen stehenden Blätter.
0.285	*Coleus* sp.	Lebhaftes Zittern der Blätter.
id.	*Jatropha* sp.	Starkes Zittern der Blätter.
0.371	*Coleus* sp.	Starkes Zittern der Blätter.
0.685	Alle genannten Pflanzen excl. *Phoenix.*	Lebhaftes bis starkes Zittern der Laubes, leichte Bewegung der Zweige von *Ficus elastica.*
1.000	Alle genannten Pflanzen.	Starke Bewegung des Laubes, lebhafte Bewegung der Zweige.
2.400 (grösste beob-	*Ficus elastica.*	Starkes und sehr ra-

achtete Regenhöhe).

sches Zittern des Laubes, lebhafte Bewegung der Zweige und sehr schwache Bewegung der dünneren Aeste.

Die stärksten Bewegungen, welche durch die heftigsten Regen hervorgebracht werden, entsprechen einem mechanischen Effect, welcher durch einen sehr schwachen Wind hervorgerufen wird. Es ist ja allgemein bekannt und so leicht zu constatiren, wie Blätter, Zweige und selbst kräftige Aeste der Bäume schon bei einem schwachen Winde bewegt werden. Die Art der Bewegung ist bei Regen und Wind verschieden. Durch den Regen gelangen die Blätter, Zweige und Aeste in eine vornehmlich in der verticalen Richtung erfolgende Schwingung, welche bei den ungemein biegungs-elastischen Blättern in ein rasches und heftiges Zittern übergeht. Die Richtung welche durch den Wind den Organen gegeben wird, ist im Allgemeinen eine Bewegung in der Richtung des Windes bis zu einer bestimmten Neigung, worauf, beim Aufhören oder Geringerwerden des Winddruckes ein Schwingen und ein Zurückkehren in die Ruhelage eintritt. Besondere Einrichtungen führen allerdings zu andern durch die Luftbewegung eingeleiteten Bewegungen, z. B. das Schwingen der Blätter in der Ebene der fixen Lichtlage, was bei einigen *Populus*-Arten am vollkommensten ausgebildet ist [1]), übrigens auch bei zahlreichen anderen Holzgewächsen vorkommt. Sowohl das Schwingen der Blätter in verticaler Richtung infolge des Regens als das Schwingen vieler Blätter in der Ebene der fixen Lichtlage in Folge des Windes scheinen zweckmässige Einrichtungen zu sein: ersteres muss zur raschen Entlastung des Laubes der Bäume führen, indem das Regenwasser abgeschüttelt wird, letzteres ermöglicht es dem Blatte, auch während des Windes die vortheilhafteste Lage zum Lichte beizubehalten.

1) Wiesner. Heliotrop. Erscheinungen. 2er Theil. Sep. Abd. p. 46.

c. Einfluss des Regens auf die Reizbewegungen von Mimosa pudica.

Ich habe in ähnlicher Weise wie im vorigen Paragraphen die durch die Regenhöhe gemessene Regenstärke mit den durch die hierbei auftretende mechanische Kraft hervorgerufenen Reizbewegungen der *Mimosa pudica* verglichen. Es ergab sich auch bei diesem Versuche eine ziemlich klar ausgesprochene Proportionalität zwischen Regenhöhe und Reizungseffect. Die Mittheilungen meiner auf diesen Gegenstand bezugnehmenden Beobachtungen dürften schon deshalb von Interesse sein, weil durch dieselben die Unrichtigkeit der verbreitete Meinung, dass schon bei den schwächsten Regen die Blättchen der *Mimosa* sich schliessen, dargethan wird.

Bei continuirlichem Regen von 0.002—0.020 mm. pro Minute bleibt *Mimosa* selbst im Zustande vollkommenster Reizbarkeit gänzlich regungslos, es tritt nicht eine Spur der Blattbewegung ein. Dauert ein solcher Regen einige Zeit an (etwa 10 Minuten) so sind die Fiederblättchen mit kleinen Regentröpfchen überdeckt. Wird bei einem derartigen Regen eine durch Reizung mit geschlossenem Laub versehene Pflanze in's Freie gestellt, so kehrt sie, gewöhnlich schon in 3—5 Minuten in den normalen ungereizten Zustand zurück. In manchen Fällen dauert es aber bis 22 Minuten, bis das vollkommen geschlossene Blatt in einem Regen von der genannten Stärke sich wieder gänzlich ausgebreitet hat.

Bei etwas stärkerem continuirlichen Regen, welcher durch ein Höhe von 0.025—0.120 mm. pro Minute charakterisirt ist, zeigt *Mimosa* ein verschiedenes Verhalten: entweder schliessen sich die Fiederblättchen oder es tritt keine Veränderung ein. Da die Regenhöhenbestimmung in jedem einzelnen Falle direct für den Zeitraun weniger Secunden mit Genauigkeit ermittelt wurde und die sonstigen erforderlichen Beobachtungen zu gar keiner Ungenauigkeit Veranlassung geben konnten, so lässt sich an der mitgetheilten Thatsache um so weniger zweifeln, als alle Versuchspflanzen im Zustande vollkommener Reizbarkeit sich befanden. Es lässt sich diese Thatsache nur unter Annahme einer

Variation der Reizschwelle erklären; in andern Worten ausgedrückt: die Reizbarkeit der Mimose erscheint bei Vergleich verschiedener Individuen veränderlich.

Wenn die Regenhöhe den Werth 0.125 mm. pro Minute überschreitet, so tritt sicher Reizbewegung ein. Aber nur beim plötzlichen Niederfall schwerer Regentropfen (deren lebendige Kraft 0.0002—0.0004 Kil. Met. beträgt) erfolgt vollkommene Reizung, also Schliessen der Blättchen, Annäherung der Fieder, endlich Senken des gemeinschaftlichen Blattstieles. Wenn aber einem Regen, welcher zum Schluss der Blättchen und der Fieder geführt hat, ein starker Regen folgt (bis zum Maximum der Regenhöhe = 2.4 mm. pro Minute), der an sich schon zum Senken des gemeinschaftlichen Blattstieles geführt hätte, so tritt dieser Zustand höchster Reizung doch nicht ein. In diesem Falle ist offenbar infolge vorhergegangener Reizung durch continuirliche schwache Stösse ein Starrezustand eingetreten.

d. Aenderung der Lage junger Blätter und Sprosse infolge des Regens.

An einigen Holzgewächsen unseres Vegetationgebietes habe ich die Beobachtung gemacht, dass die jungen Blätter oder die jungen Sprossenden infolge stärkerer Frühjahrsregen in die vertical nach abwärts gekehrte Lage gebracht werden.

Den ersteren Fall bemerkte ich bei verschiedenen Ahornen und fand ihn an *Acer campestre* am schärfsten ausgeprägt. Junge Blätter dieses Baumes, welche etwa erst den dritten oder vierten Theil der ganzen Grösse erreicht haben, sind am Grunde der Spreite oder am oberen Ende des gemeinschaftlichen Blattstiels so beschaffen, dass infolge unelastischer Biegsamkeit der an der genannten Stelle liegenden Gewebe, die Blattspreite leicht durch mechanischen Angriff in die vertical nach abwärts gerichtete Lage gebracht werden kann. Setzt man Sprosse, an deren Enden junge im bezeichneten Entwicklungsstadium befindliche Blätter stehen, einer continuirlichen Traufe aus, so bewegen sich die jungen Spreiten, die schon anfangs nach aus-

sen gekehrt waren, noch mehr nach aussen, sinken immer mehr und mehr nach abwärts, bis sie die vertical nach unten gekehrte Lage erreicht haben. Diese Bewegung der Spreiten ist bei stärkeren Frühlingsregen in der freier Natur häufig zu beobachten. Man kann diese durch den Regen hervorgerufene Lageänderung des jungen Blattes als eine zweckmässige Einrichtung betrachten, indem die in die verticale Lage gebrachten Spreiten der weiteren Wirkung des Regens nunmehr in geringem Maasse unterliegen. Das junge tropische Hängeblatt ist, wie zuerst von STAHL hervorgehoben wurde, von vornherein schon der Wirkung des Regens fast entzogen, das junge Blatt von *Acer campestre* wird durch den Regen in diese vortheilhafte Lage gebracht, welche später während des Wachstums natürlich wieder aufgehoben wird, wie ja auch das junge Hängeblatt von *Amherstia* oder *Jonesia* (s. ober p. 281) während des Wachsthums eine andere Lage zum Horizont annimmt. Der anfangs ombrophobe Charakter von in späteren Entwicklungsstadien ombrophilen Laubblättern erklärt es uns, warum solche Blätter in Jugendzuständen des Regenschutzes bedürfen, im ausgewachsenen Zustande aber nicht.

Die Auswärts- und Abwärtskrümmung junger Sprossenden von Ulmen und andern Holzgewächsen ist bekannt. Solche junge Sprossenden werden gleichfalls durch starken Regen ganz passiv in die vertical nach abwärts gekehrte Lage gebracht. Ich habe oft beobachtet, dass derartige Sprosse bei einer Neigung des älteren Stengeltheiles ihr mit jungen Blättern versehenes Ende etwa horizontal stellen oder etwas darüber hinaus neigen. Beobachtet man solche Sprossenden bei starken Frühjahrsregen, so sieht man, dass die Sprossenden nach und nach in die vertical nach abwärts gekehrte Lage gerathen, und zwar durch die directe Wirkung des fallenden Regens: sie werden zu Hängezweigen im Sinne STAHL's. Da solche nach abwärts gerichtete Sprossenden vom Regen in vermindertem Maasse getroffen werden, so kann man auch diese Erscheinung als eine zweckmässige Einrichtung betrachten.

FÜNFTES CAPITEL.

BEOBACHTUNGEN ÜBER SECUNDÄRE WIRKUNGEN DES REGENS AUF DIE PFLANZE.

Viel auffälliger als die primäre mechanische Wirkung ist die secundäre Wirkung des Regens auf die Pflanze, welche in den mannigfaltigsten Formen dem Beobachter entgegentritt. Abfall von Organen infolge nachträglicher Regenwirkung ist eine sehr gewöhnliche Erscheinung: man sieht einige Zeit nach heftigem Regen Laubblätter oder Blumenblätter oder Blumenkronen, oft massenhaft, am Boden liegen und ist geneigt, diese Ablösung der unmittelbaren mechanischen Wirkung des Regens zuzuschreiben. Diese irrthümliche Auffassung ist ziemlich allgemein verbreitet, und fast alle in der Litteratur enthalten Angaben über Lostrennung von Blättern, Blüthen und Blüthentheilen durch die Gewalt des Regens sind auf diese Verwechslung von primärer mit secundärer Regenwirkung zurückzuführen.

Zu den auffälligsten Erscheinungen secundärer Regenwirkung gehört das Zugrundegehen von Blättern ombrophober Gewächse. Da ich diesen Gegenstand in zwei oben genannten Abhandlungen bereits behandelt habe, so wird hierüber an dieser Stelle nicht mehr die Rede sein; ich werde in diesem Capitel eine Reihe anderer einschlägiger Erscheinungen in Kürze vorführen.

Ablösung von Blättern infolge secundärer Regenwirkung.

Wenn nun auch aus meinen oben mitgetheilten Beobachtungen mit Bestimmtheit folgt, dass die mechanische Kraft des Regens viel zu gering ist, um zur Trennung von am Stamme normal befestigten Blättern zu führen, so lässt sich doch zeigen, dass infolge secundärer Regenwirkung eine organische Ablösung von Blättern erfolgen könne.

Unter organischer Ablösung verstehe ich eine Trennung des Blattes, welche in einer am Grunde des Blattes ausgebildeten Gewebeschichte (Trennungsschichte), entweder durch partielle

Auflösung der äusseren Zellhautpartien dieser Gewebelage oder dadurch erfolgt, dass starke Turgescenz der Zellen dieser Schichte dahin führt, dass sich die letzteren von einander trennen.

Noch vor meiner Abreise nach Buitenzorg (im Sommer 1893) habe ich bereits Beobachtungen über die directe mechanische Wirkung des Regens auf den Laubfall angestellt, und zwar zuerst in Wien, dann in Kirchdorf (Oberösterreich). Die erste Beobachtung stellte ich am 21. Juni ein, wo Nachmittags über Wien ein heftiger Gewitterregen niederging. Gleich nach Aufhören desselben besuchte ich die Anlagen, um die Wirkung des starken Regengusses auf die Holzgewächse zu beobachten. Da Wege und Rasen der Anlagen sehr rein gehalten sind, so konnte die etwa eingetretene Laubablösung leicht festgestellt werden. Ich fand, dass von den beobachteten Bäumen: Linden, Ulmen, Rosskastanien und Ahornen (*Acer campestre*, *platanoidus* und *Pseudoplatanus*) nur sehr wenige und durchaus vergilbte Blätter sich losgetrennt hatten. Wie die Untersuchung des Blattgrundes der abgelösten Blätter lehrte, übrigens von vornherein zu erwarten stand, so hatten sich dieselben organisch von den Zweigen getrennt und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Abtrennung dieser Blätter bereits soweit vorbereitet war, dass der Regen nichts weiter zu leisten hatte, als durch schwachen Stoss die eigentlich schon zum Abfallen reifen Blätter von Stamme zu lösen. Ebenso hätte ein schwacher Wind oder ein Schütteln der Aeste gewirkt.

Am nächsten Morgen besuchte ich wieder die Anlagen und fand, dass nun ein starker Laubabfall stattgefunden hatte. Die von den Linden und Ulmen abgelösten Blätter waren vergilbt [1]), die von den Rosskastanien herabgefallenen theils grün, theils vergilbt, die besonders reichlich von den Ahornen her-

---

1) Wie ich mich überzeugte, gehen zahllose Laubblätter nach vorhergegangener Vergilbung im Hochsommer zu Grunde. Infolge der starken Belaubung erhalten die im tiefsten Schatten befindlichen Blätter besonders in trüben regnerischen Epochen so wenig Licht, dass sie zu assimiliren aufhören, als bald vergilben, worauf sie sich von den Zweigen lösen. Es ist das eine Form der Laub- (und Zweig-) Reduction der Bäume, welche ich in einer der obengenannten Abhandlungen (Lichtgenuss der Pflanzen etc.) ausführlich besprochen habe.

rührenden am Boden liegenden Blätter waren ganz grün und frisch. Die Ablösung der Blätter aller dieser Bäume erfolgte organisch, also infolge einer secundären Wirkung des Regens.

Behufs Erklärung dieser Erscheinung ist vor allem Folgendes zu bemerken. Zur organischen Ablösung des Laubes ist zweierlei erforderlich: 1) das Vorhandensein der Trennungsschichten und 2) innere Zustände im Blatte oder äussere Einwirkungen, welche in der Trennungsschichte zur Trennung der Zellen führen. Hat nun der Regen zur Entstehung der Trennungschichte geführt, oder hat er bloss in der schon vorhandenen Trennungsschichte Veränderungen hervorgerufen, welche die Ablösung zur Folge hatten, oder hat der Regen beides bewirkt?

Ich habe mich davon überzeugt, dass zur Zeit der Beobachtung (Mitte Juni und später) in den ältesten, aber noch ganz frischen und grünen Blättern der Zweige und zwar bei allen genannten Baumarten die Trennungsschichten bereits angelegt waren. Merkwürdigerweise fand ich sie am schärfsten in den älteren Blättern derjeniger Zweige ausgeprägt, welche der stärksten Lichtwirkung ausgesetzt waren, und in den älteren Blätten derjenigen Zweige, welche im tiefsten Schatten standen. Dass starke, infolge intensiver Sonnenbeleuchtung eintretende Transpiration die Anlage der Trennungsschichte begünstigt, habe ich schon vor langer Zeit nachgewiesen [1]); dass aber auch noch ganz andere Ursachen zur Bildung der Trennungsschichten Veranlassung geben können, z. B. Dunkelheit, wie zuerst von Molisch [2]) experimentell erwiesen wurde, geht aus obiger Beobachtung deutlich genug hervor. Aus den angeführten Beobachtungen ergiebt sich, dass selbst an einem und demselben Baume verschiedene äussere Ursachen zur Entstehung der Trennungsschichte führen könne.

Die secundäre Wirkung des Regens bei der Ablösung der Blätter musste also eine derartige

---

1) Wiesner: Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Sitzungsber. der Wiener Akademie der Wissenschaften 1871.

2) Molisch: Untersuchungen über Laubfall (Arbeiten des pflanzenphysiol. Instituts der Wiener Universität XXXI) in den genannten Sitzungsberichten. 1886.

sein, dass in den bereits angelegten Trennungsschichten Zustände hervorgerufen wurden, welche die Loslösung der Blätter zur Folge hatten.

Ehe ich den Vorgang der Loslösung zu erklären unternehme, muss ich noch vorausschicken, dass in den drei Sommern, in welchen ich Beobachtungen über den Laubfall infolge secundärer Regenwirkung anstellte (1893—1896), ich stets bemerkte, dass die Laubablösung nach Regen eine desto stärkere war, je trockener die Periode sich gestaltete, welche dem Regen vorangegangen war.

Die secundäre Wirkung des Regens als Ursache des Laubfalles erklärt sich nun aus Versuchen, welche schon früher, theils von mir, theils von Molisch angestellt wurden.

Im Jahre 1881 machte ich einige Beobachtungen über das Verhalten trocken gehaltener und hierauf plötzlich und stark begossener in Töpfen cultivirter Stöcke von *Azalea indica*, deren Zweige sich bald nach dem Begiessen entblätterten. Die Entblätterung war eine desto vollständigere und auch eine desto raschere, je stärker die Blätter gewelkt waren und je reichlicher die letztern mit Wasser besprengt worden waren. Die Bedingungen der Ablösung der Blätter können so weit getrieben werden, dass die vollständige Ablösung des Laubes in einer bis wenigen Stunden sich vollzieht. Die Ablösung tritt, wie ich noch bemerken möchte, nach Trockenwerden der in den Töpfen befindlichen Erde schon ein, wenn die Verminderung der Blattturgescenz äusserlich noch gar nicht erkennbar geworden ist [1]).

Molisch hat im Anschluss an diese meine Beobachtung den Gegenstand weiter verfolgt, und hat die gleichen Resultate bei zahlreichen anderen Pflanzen gewonnen (*Evonymus japonicus*, *Fuchsia sp.*, *Goldfussia isophylla*, *Mimosa pudia* und *Ficus elastica*) [2]).

Sowohl ich als Molisch fanden als Ursache der Ablösung plötz-

---

1) Ich habe seinerzeit meine diesbezüglichen Aufzeichnungen Herrn Prf. Molisch zur Verfügung gestellt, welcher dieselben in seiner zuletzt genannten Abhandlung (p. 154) mittheilte.

2) Molisch l. c. p. 155.

liche und starke Steigerung des Turgors der Zellen der Trennungschichte, welche zum mindesten zur Auflockerung des Gewebes der Trennungschichte führen muss, wahrscheinlich aber die rasch sich vollziehende Ablösung der Blätter ausschliesslich bewirkt.

Es kann also selbst ein kurz andauernder einer Trockenperiode folgender Regen secundär zur Ursache einer organischen Laubablösung führen, welche einige Stunden nach dem Regen eintritt.

Aber auch ein langer andauernder Regen, dem keine Trockenperiode vorangegangen ist, vermag ein gleiches Resultat zu bewirken, namentlich wenn das Laub der diesem Regen ausgesetzten Gewächse in hohem Grade ombrophob ist.[1]) Das ist ja eben die Eigenthümlichkeit der ombrophoben Pflanzen, dass sie lange andauernden Regen nicht vertragen. Bis zu einer gewissen Grenze sind die Blätter vieler dieser Gewächse durch einen Fettüberzug (sog. Wachsüberzug oder „Reif)" gegen die Wirkung des Wassers geschützt.[2])

Dieser Schutz geht aber wie gesagt nur bis zu einer bestimmten Grenze, indem, wie weiter unten noch näher auseinandergesetzt werden wird, schon die mechanische Wirkung des Regens zur mehr oder minder vollständigen Beseitigung des schützenden Fettüberzuges führt, aber auch das Wasser als solches eine ähnliche Wirknng hervorbringt.

Gewächse deren Blätter keinen schützenden Fettüberzug besitzen, aber doch nach der chemischen Beschaffenheit einen ombrophoben Charakter an sich tragen, wie z. B. die Kartoffelpflanze[3]) verfallen umso rascher der Wirkung des Regens.

---

1) Wie aus der Liste der oben mitgetheilten Pflanzen hervorgeht, können nach einer Trockenperiode sowohl ombrophobe als ombrophile Gewächse durch den Regen mehr oder weniger starke Blattverluste erleiden. Die ombrophoben werden aber unter sonst gleichen Verhältnissen stärker entblättert als die ombrophilen, die ja durchaus nur einem trägen Blattwechsel unterliegen.

2) Oder auch noch auf eine andere Weise, z. B. *Mimosa pudica*, deren Laub nicht nur »bereift" ist, sondern auch in der Reizbewegung ein ausgiebiges nach unserer bisherigen Kenntniss nicht übertroffenes Mittel besitzt, sich vor der Wirkung des Regens zu schützen. (S. oben p. 280, 282.)

3) Wiesner, über ombrophiles und ombrophobes Laub l. c. p. 282. Wie es wohl

Als Beispiele von krautartigen Gewächsen, welche schon nach wenigen Regentagen eine Schädigung ihres Laubes erfahren, nenne ich ausser der Kartoffelpflanze als charakteristische Beispiele: *Urtica urens*, *Brassica oleracea*, von Holzgewächsen *Robinia Pseudoacacia*, *Betula alba*, *Rhus typhinum* und *Negundo fraxinellifolia*.

Die im Regen abgestorbenen Blätter ombrophober Gewächse lösen sich in der Regel, und wenn sie Holzgewächsen angehören immer, organisch vom Stamme los.

Während meines Aufenthaltes in Buitenzorg habe ich den ersten der beiden genannten Fälle, nämlich die Ablösung der Blätter infolge secundärer Wirkung eines einer Trockenperiode folgenden Regens nicht beobachtet, weil die Bedingungen für diese Art des Laubfalles zur Zeit meiner Beobachtung nicht vorhanden waren. [1])

Ob diese Erscheinung in der relativ regenarmen Periode des Jahres in Buitenzorg eintritt, würde noch zu untersuchen sein. Die regenärmsten Monate Buitenzorgs sind Juli und August, welche nach elfjährigem Durchschnitt bloss 12 bez. 11 Regentage haben. [2]) Da indess die ombrophilen Bäume einen viel trägeren Laubfall haben als unsere sommergrünen zur Ombrophobie mehr oder weniger stark geneigten Holzgewächse, so lässt sich vermuthen, dass die genannte Erscheinung im heiss-feuch-

---

bei allen variirenden Pflanzen der Fall sein dürfte, so ist auch bei der Kartoffel der Grad der Ombrophobie kein constanter. Regel ist wohl, dass das Kartoffelkraut stark ombrophob ist; jedermann weiss, wie rasch die krautigen Theile dieser Pflanze bei lange andauerndem Regen verfallen. In der alpinen Region scheint aber der ombrophobe Charakter der Kartoffelpflanze abzunehmen. Auf diese merkwürdige Thatsache wurde ich von Herrn Dr. Th. v. Weinzierl, Director der K. K. Samencontrolanltalt in Wien, aufmerksam gemacht, als ich ihn auf der Höhenstation »Sandlingalpe" bei Aussee in Steiermark (1400 Met. Seehöhe) im August 1894 besuchte. Er zeigte mir, dass die auf so beträchtlicher Seehöhe cultivierten Kartoffelpflanzen den Regen weitaus besser als die im Thale gezogenen ertragen.

1) Während der 85-tägigen Beobachtungsperiode fiel in der Zeit von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang (in der Nacht wurden keine Beobachtungen angestellt) an 79 Tagen Regen; es waren also höchstens 6 (nicht zusammenhängende) Tage regenfrei. (Ueber den Gang der Witterung während der genannten Regenperiode s. Wiesner, »über den tropischen Regen" l. c. 1398 ffd.).

2) Regenwaarnemingen in Nederlandsch-Indië. Herausgegeb. von van der Stok. Batavia. 1890.

ten Tropengebiete nicht mit der Deutlichkeit wie bei uns auftreten dürfte. Dass der bei uns als Topfpflanze gezogene in Westjava häufige *Ficus elastica* sich unter den in Rede stehenden Verhältnissen entblättert, ist oben schon mitgetheilt worden.

Die zweite Kategorie der Laubablösung, welche oben charakterisiert wurde, kann in Buitenzorg wohl nur relativ selten in Erscheinung treten, da die hier vorkommenden Holzgewächse vorherrschend ombrophil sind. An den in Buitenzorg angesiedelten oder cultivirten Ombrophoben habe ich diese Erscheinung wahrgenommen. [1])

So scharf wie in unseren oder gar in den xerophytischen Vegetationsgebieten tritt bei den westjavanischen Ombrophoben diese Erscheinung nicht auf, erstlich weil einzelne derselben, z. B. *Mimosa pudica* einen ausgezeichneten Regenschutz aufweisen, und sodann deshalb, weil manche ombrophobe Gewächse sich in Buitenzorg den dortigen Vegetationsbedingungen angepasst haben, nämlich in vermindertem Grade ombrophob geworden sind.

Als Beispiel solcher Pflanzen nenne ich die Rose, welche bekanntlich auf Java als Culturgewächs wenig gedeiht. Wildwachsende Species der Gattung Rosen giebt es auf Java überhaupt nicht. Die meisten in Buitenzorg gezogene Rosen sind kleinblüthig und offenbar infolge ihres ombrophoben Charakters armblätterig. Einzelne Rosenvarietäten gedeihen dort indess sehr gut, sind grossblätterig, zeigen reichliche Belaubung und bieten auch sonst noch deutliche Zeichen der Anpassung an die dortigen klimatischen Verhaltnisser dar [2]).

Ablösung von Blüthen und Blumenkronen infolge secundärer Regenwirkung.

Dass an den Blüthen mancher Pflanzen infolge besonderer morphologischer Verhältnisse Beschädigungen durch directe mechanische Wirkung der fallenden Regentropfen eintreten,

---

1) Ueber den vorherrschend ombrophilen Charakter etc. p. 175.
2) Wiesner l. c. p. 174 – 175.

wurde schon oben (p. 319) mitgetheilt. Allein die Angabe, dass durch die directe mechanische Wirkung des Regens Blüthen oder Blumenkronen abgerissen werden, kann ich nicht bestätigen, obgleich ich in allen Vegetationsgebieten, welche ich besuchte, mit Aufmerksamkeit die Einflussnahme des Regens auf die Blüthen verfolgt habe. Einige Stunden nach dem Regenfall lösen sich massenhaft Corollen los, aber, wie wir gleich sehen werden, analog wie Laubblätter, durch secundäre Regenwirkung. Allerdings kann bei Beginn eines Regens die organische Ablösung der Corollen schon so weit fortgeschritten sein, dass es nur eines leisen äusseren Anstosses bedarf, um den Abfall derselben zu bewirken: in diesem Falle kann der Regen scheinbar die Ablösung der Blumenkronen bewirken, ähnlich wie organisch fast schon ganz abgelöste Blätter bei Regen zu Falle gebracht werden.

Ich will zuerst darauf hinweisen, dass allerdings die überwiegende Mehrzahl der Pflanzen Blumenkronen besitzt, welche sich organisch loslösen; aber es giebt doch auch nicht wenige Pflanzen, bei welchen eine solche organische Ablösung nicht erfolgt, z. B. *Colchicum autumnale* oder unsere (vielleicht alle) *Campanula*-Arten. Das Perianth solcher Pflanzen welkt oder trocknet ein, wird aber nicht abgestossen. Bei *Lotus corniculatus* ist die Krone schon völlig eingetrocknet, wenn die Staubfadenröhre noch ganz saftig und frisch ist, und der rasch wachsende Fruchtknoten ist es, welcher den bereits eingetrockneten Kronenblätter zur Ablösung verhilft.

Von derartigen Ausnahmen abgesehen erfolgt der Abfall der Corollen durch organische Loslösung der untersten Zellen, welche infolge grosser Turgescenz sich von den Nachbarzellen trennen. Dass die Loslösung der in noch saftigem Zustande abfallenden Corollen eine Turgescenzerscheinung ist, geht daraus vor, dass gerade unter den Bedingungen, welche ein Turgorsteigerung bewirken, (Eintauchen in Wasser, Einschränkung oder Aufhebung der Transpiration) die genannte Erscheinung eintritt.

Das Oeffnen der Blüthen vieler Pflanzen beruht, wie ich zuerst nachgewiesen habe [1]), auf einer verminderten Turgescenz der Corollen, welche vornehmlich durch Absaugung seitens der Laubblätter bewirkt wird. Durch diesen weitverbreiteten Absaugungsprocess (absteigender Transpirationsstrom [2]) werden die Corollen auch vor frühzeitiger Ablösung bewahrt. Wenn aber die Laubblätter, welche unterhalb der Blüthen stehen, von Regen benässt werden und auf diese oder auf eine andere Weise ihre Transpiration einstellen (z.B. im absolut feuchten Raume), dann hört dieser Absaugungsprocess auf und der Zellturgor der Corollenblätter kann sich soweit steigern, dass es zur Ablösung der Blumenkronen kommt. Es kann also der Regen, selbst ohne die Blüthen zu treffen, secundär zur Ablösung der Corollen füehen. Die Regel ist aber wohl, dass der Regen sowohl das Laub einer Pflanze als auch deren Blüthen benetzt, und in diesem Falle folgt dem Regen alsbald die organische Ablösung der Corollen nach.

Ich habe bisher keine Pflanze mit sich ablösenden Corollen gefunden, welche nicht bei Untertauchen im Wasser, oder nach länger andauernder Benetzung oder im absolut feuchten Raume später ihre Blumenkrone abgelöst hätte, will aber nicht in Abrede stellen, dass bei manchen Pflanzen andere Einrichtungen zur Ablösung dieser Organe getroffen sind.

Es ist in einem früheren Capitel bereits nachgewiesen worden, welche grosse mechanische Kraft erforderlich ist, um Blüthen oder Corollen abzureissen; es ist auch gezeigt worden, dass Stösse, deren lebendige Kraft um ein Vielfaches grösser ist, als die lebendige Kraft der schwersten zur Erde niederfallenden Regentropfen, Blüthen, beziehungsweise deren Theile (z.B. Kronenblätter) nicht zu beschädigen vermögen (wenn diese Organe nur frei beweglich sind), geschweige befähigt sind, sie vom übrigen Pflanzenkörper mechanisch abzutrennen. Wenn wir also einige Zeit nach dem Regen unter blühenden Bäumen (z. B. unter

---

1) Studien über das Welken von Blüthen und Laubsprossen. Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. Bd. 86 (1882).

2) Der absteigende Wasserstrom. Bot. Zeitung 1889 pp. 1 und 2.

einer *Bignonia Catalpa*) Tausende von Corollen am Boden liegen sehen, so ist es nunmehr doch wohl klar, dass die Corollen dieser Blüthen nicht durch die directe Wirkung des Regens „heruntergeschlagen" wurden, sondern dass sie entweder bereits abgelöst waren, also durch jeden andern leisen von aussen wirkenden Anstoss zur Ablösung gebracht worden wären, oder dass sie infolge der schon besprochenen secundären Wirkung des Regens zur Ablösung gebracht worden sind.

Es giebt bekanntlich zahlreiche Blüthen, welche sich organisch vom Blüthenstiele loslösen. Es ist selbstverständlich, dass solche Blüthen infolge secundärer Regenwirkung sich ablösen können.

Wie die ombrophoben Laubblätter, so verfallen auch viele Blüthen der Wirkung des Regens, indem die länger andauernde continuirliche Einwirkung des Wassers zu einer Injection der luftführenden Intercellularen der Corollen führt, wodurch dieselben transparent werden, worauf häufig Veränderungen der Blüthenfarbe, gewöhnlich auch eine Breiigwerden des Kronengewebes eintritt. In dieser Richtung zeigen die Blüthenblätter gleich den Laubblättern ein höchst verschiedenes Verhalten, so dass man im grossen Ganzen auch von ombrophoben und ombrophilen Corollen sprechen kann. Während die Blumenkronen der *Vicia Faba* durch Wasserwirkung in kürzester Zeit — in wenigen Stunden — geschwärzt werden und zu Grunde gehen, beginnen die corollinischen Perigonblätter der Begonien in continuirlicher Traufe erst nach etwa 100 Stunden den ersten Beginn der Zersetzung zu zeigen. Diese beiden Pflanzen repräsentiren rücksichtlich der Wirkung des Regens auf Blüthenblätter die von mir bis jetzt beobachteten Extreme.

Lageänderungen von Pflanzentheilen infolge lange andauerden Regens.

Die jungen Blätter der Pflanzen mit „ausschüttendem" Laube z. B. *Amherstia*, *Brownea*, *Ionesia*, etc. hängen vertical abwärts; sie nehmen eine zum Regenfall für die Pflanze zweckmässige

Lage ein, in welcher sie vom Regen nur in geringem Grade getroffen werden können. Ein Uebermass von Regen würde diese Blätter, welche in dem genannten Entwicklungszustand einen schwach ombrophoben Charakter an sich tragen — im ausgebildeten Zustande sind sie ausgesprochen ombrophil — schädigen. Verticale Lage und zudem ein mehr oder weniger deutlich ausgesprochener Fettüberzug hilft mit, die schädigende (secundäre) Wirkung des Regens von diesen jungen Blätter fern zuhalten. Stahl hat bezüglich des Nutzens der Lage dieser Blätter eine andern Ansicht: diese Lage soll die primäre mechanische Wirkung der fallenden Regentropfen paralysiren. Ich will auf diesen Punkt nicht wieder eingehen. Allein wie dem auch sei, eine Beziehung zwischen der Lage und der Regenwirkung besteht offenbar bei diesem Blatte. Die hängende Lage ist aber selbstverständlich hier nicht Wirkung des Regens, sonder ist in den natürlichen Eigenschaften dieser Organe begründet.

Ich habe oben auf die im Regen sich einstellende vertical nach abwärts gekehrte Richtung der Spreiten junger Ahornblätter und junger Ulmensprosse aufmerksam gemacht (p. 334, 335) welche Lageänderungen als directe mechanische Wirkungen des Regens sich zu erkennen gegeben haben.

Ich finde nun weiter, dass einige Lageänderungen von Pflanzenorganen eintreten, welche allerdings wie die letztgenannte als Wirkung des Regens, aber nicht als primäre mechanische, sondern als eine secundäre Wirkung des Regens sich darstellen.

Einige der auffallendsten einschlägigen Erscheinungen sollen hier kurz geschildert werden.

An *Phaseolus multiflorus* wurde nach 3—4-tägiger continuirlicher Einwirkung der Traufe beobachtet, dass sowohl die noch im Wachsthum begriffenen als die ausgewachsenen Blätter ihre Lage vollständig änderten, indem das mittlere Endblatt sich nach abwärts senkt, die beiden Seitenblättchen die Profilstel-

lung annehmen und gleichfalls in die vertical nach abwärts gerichtete Lage kommen. Auch kommt es vor, dass der gemeinschaftliche Blatstiel sich nach abwärts senkt, wobei aber die verticale Lage der End- und der beiden Seitenblätter beibehalten bleibt.

An *Tradescantia zebrina* wölben sich noch im Wachstum begriffener Blätter in continuirlicher Traufe epinastisch, was so weit gehen kann, dass die Blätter förmlich eingerollt erscheinen. Dazu gesellt sich ein Herabschlagen der fast oder ganz ausgewachsenen Blätter, indem am Grunde des Blattes an der Aussenseite ein verstärktes Wachsthum oder eine verstärkte Turgescenz sich einstellt; an abgeschnittenen Sprossen treten die genannten Erscheinungen rascher und auch praegnanter als an bewurzelten Pflanzen auf.

An zahlreichen *Begonia*-Arten bemerkte ich, dass die in continuirlicher Traufe befindlichen noch wachsenden Blätter anfänglich eine concave Form annehmen, so dass sich viel Wasser auf der hohl gewordenen Spreite ansammelt; es erfolgt aber dann eine Wachsthums- oder Turgoränderung, welche zu einer convexen Krümmung der Blattspreite führt. An manchen Blättern tritt bei dem Convexwerden der Spreite infolge übermässiger Gewebespannung das später noch näher zu beschreibende Einreissen des Spreitenrandes ein, welches selbstverständlich zur Abschwächung der Convexität führt.

Auch an in continuirlich starker Traufe befindlichen Selaginellen beobachtete ich eine starke Krümmung im Sinne einer epinastischen Bewegung. Werden Zweige dieser Pflanzen längere Zeit unter Wasser gehalten, so geht die verstärkte Verlängerung an der Oberseite der Sprosse bis zu einer förmlichen spiraligen Einrollung.

Alle hier genannten in continuirlicher Traufe sich vollziehenden Lageänderungen führen schliesslich dahin, das Regenwasser möglichst rasch abzuleiten, oder nur in relativ kleiner Menge zu dem betreffenden Organ treten zu lassen. Es kann kaum etwas gegen die Auffassung, dass diese Lageänderungen der Organe sich als zweckmässige Einrichtung zur

Abwehr übermässiger Einwirkung des Wassers darstellen, eingewendet werden.

Durchlöcherung von Blättern infolge lange andauernder Traufe.

Die Versuche wurden mit verschiedenen Topfpflanzen angestellt. Auf bestimmten Stellen der Blätter fielen continuirlich Wassertropfen nieder, welche etwa die lebendige Kraft schwererer, zur Erde niederfallender Regentropfen hatten. Nach einiger Zeit stellten sich an den Blättern einiger der Versuchspflanzen Perforationen, und zwar gerade an jenen Stellen ein, auf welche die Tropfen niederfielen.

Am sichersten erhielt ich Perforation bei den ausgewachsenen Blättern der *Begonia magnifica*. Tropfen von etwa 0.2 Gramm Gewicht fielen auf die Blätter aus einer Höhe von 2 Met. in Zeiträumen von durchschnittlich 0.75 Sec. nieder. Nach 2—3 Wochen continuirlicher Einwirkung erfolgte die Durchlöcherung gerade an jenen Stellen, auf welche die Tropfen auffielen. Ein locales Absterben des Blattes an den vom Stoss getroffenen Stellen in dem Sinne, wie ombrophobes Laub in continuirlicher Traufe abstirbt, möchte ich hier nicht annehmen, weil die Blätter dieser Begonien in hohem Grade ombrophil sind, und weil bei meinen Versuchen nicht nur die vom Tropfen getroffene Stelle der Blätter, sondern fast seine ganze Oberfläche fortwährend benetzt war. Vielmehr möchte ich, an das bekannte „gutta cavat lapidem" erinnernd, die Meinung aussprechen, dass die grosse Zahl der Stösse (in 10 Tagen mehr als eine Million) eine Verletzung der von den Tropfen getroffenen Gewebe veranlasste, welche zunächst zu einem Zerreissen der Zellen und dann zu einer Zersetzung der blosgelegten Zellinhaltsstoffe führte.

Da die Bedingungen einer solchen lange andauerden Traufe in unserern Gebieten nicht oder nur in unvollkommenem Maasse gegeben sind, so dürften derartige Durchlöcherungen der Blätter unserer Pflanzen in der Natur kaum vorkommen. Aber in Buitenzorg habe ich nicht selten an Blättern Durchlöcherungen

gesehen, welche auf die angeführte Weise entstanden sein mochten. Nicht nur die Häufigkeit und Stärke der dortigen Regen, sondern auch das ungemein häufige Auftreten der Träufelspitze an den Blättern der dortigen Gewächse, welche Einrichtung des Blattes dahin führt, das Regenwasser von einem ganz bestimmten Punkte abzuleiten, also auch an eine bestimmte Stelle zu leiten, dürfte die Entstehung solcher Perforationen begünstigen.

Zerreissung wachsender Blätter infolge länger andauender continuirlicher Traufe.

Begonia superba wurde einer continuirlichen Traufe ausgesetzt, bei welcher alle Theile der Blattfläche fortwährend eine gleichmässige Benetzung erfuhren. Innerhalb des vier Wochen andauernden Versuches erhielten sich die Versuchspflanzen ganz gut. Es wurde dafür Sorge getragen, dass die Erde, in welcher die Pflanzen wurzelten, nicht übersättigt wurde. Die ausgewachsenen Blätter blieben intact, aber die noch im Wachsthum begriffenen Blätter rissen nach 8—25 Tagen vom Rande aus ein und hatten klaffende Wunden erhalten. Ein Blatt, welches in wenigen Tagen von 3.5 auf 5.5 Cent. heranwuchs, zerriss schon nach 8 Tagen, vom Beginn des Versuches an gerechnet. Es war dasjenige Blatt, welches unter allen beobachteten am raschesten wuchs. Die Ursache des Zerreisens liegt offenbar einerseits in der während des Wachsthums eingetretenen starken Turgorssteigung der Zellen der Gewebe, andererseits in der Verminderung der Festigkeit der Membranen infolge übermässiger Imbibition, auf welche Eigenthümlichkeit früher bereits gebührend aufmerksam gemacht wurde.

Benetzbarwerden unbenetzbarer Blätter infolge des Regens.

Dass Blätter mit unbenetzbarer Oberseite unter dem Einfluss des Regens benetzbar werden, selbst wenn sie, wie die von

Echeveria mit starken Wachsüberzügen versehen sind, ferner dass ein unter gewöhnlichen Verhältnissen völlig benetzbares Blatt (z. B. das gewöhnliche tropische Laubblatt), dem Einfluss des Regens entzogen, mehr oder weniger unbenetzbar wird; darüber habe ich mich in früheren Arbeiten auf Grund zahlreicher Beobachtungen bereits ausgesprochen. [1])

Ich kann mich deshalb hier kurz fassen, indem ich die Ergebnisse meiner Beobachtungen mit Rücksicht auf den Einfluss des Regens auf die Benetzbarkeit der Blattoberfläche hier knapp zusammenstelle, und hieran noch einige mir erforderlich scheinende Bemerkungen knüpfe.

1) Die Unbenetzbarkeit der oberen Blattseiten bildet bei Landpflanzen nach den in der Organisation der Pflanze gelegenen Verhältnissen die Regel. Regen und Trockenheit bedingen dann den factischen Zustand der Blattoberfläche: gänzlich benetzbar oder gänzlich unbenetzbar oder nur partiell benetzbar zu sein.

So wie es vielfach in künstlich eingeleiteten Versuchen gelingt, ein benetzbares Blatt unbenetzbar zu machen, so lässt sich in der Regel jedes unbenetzbare Blatt in den benetzbaren Zustand überführen [2]).

Die Regel, dass schon die Organisation des Laubblattes es mit sich bringt, je nach den äusseren Verhältnissen dessen Benetzbarkeit oder Unbenetzbarkeit herbeizuführen, gestattet der Pflanze innerhalb weiter Grenzen eine Anpassung an die Niederschlagsmenge des Standortes.

2) Seltener ist der Fall, welcher indess nur ein theoretisches Interesse hat, da er in der freien Natur nicht vorkommt, dass das Laub einer Pflanze bei Cultur im absolut feuchtem Raume

---

1) Ueber ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane, l. c. p. 511. Ueber den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse, l. c. p. 185 ffd.

2) Auch Stahl fiel es auf, dass der Zustand der Benetzbarkeit der Blätter vom Regen abhängig sei. Er sagt (l. c. p. 110): »Bei den Versuchen, welche ich nach meiner Rückkehr nach Europa in Jena an Gewächshauspflanzen wiederholt habe, fiel es mir mehrfach auf, dass die Benetzbarkeit der Blattfläche in manchen Fällen hinter dem, was ich in Java gesehen habe, nicht unbeträchtlich zurückstand. Es hängt dies wahrscheinlich damit zusammen, dass die Benetzbarkeit ihren Höhegrad erst in Folge wiederholter Abspühlungen durch den Regen erreicht (*Ficus elastica*)."

fortwährend den benetzbaren Zustand beibehält, wie ein submers sich entwickelndes Organ.

Aber auch im absolut feuchten Raume kann sich Unbenetzlichkeit der Blätter ausbilden (*Echeveria*).

3) Es kann nach den von mir angestellten Versuchen keinem Zweifel unterliegen, dass der Regen in allen jenen Fällen, in welchen die Unbenetzbarkeit des Blattes auf der Gegenwart eines Fettüberzuges (Wachsüberzug, „Reif") beruht, diesen letzteren mechanisch mehr oder weniger vollständig zu entfernen imstande ist. Aber es ist durch meine Versuche ebenso sichergestellt, dass zum Benetzbarwerden des Blattes durch den Regen dessen mechanische Kraft nicht erforderlich ist. Denn ich konnte auch durch blosses Untertauchen der unbenetzbaren Blätter unter Wasser deren Benetzbarkeit herbeiführen.

Durch Untertauchen unter Wasser wird in der Regel die Benetzbarkeit der Blätter rascher als durch den Regen herbeigeführt. Diese Thatsache leitet zu dem Gedanken, dass die Unbenetzbarkeit vor allem ein Schutzmittel (der Ombrophoben) speciell gegen Regen und nicht gegen die Wirkung des Wassers als solchem ist. Auffallende Regentropfen adhäriren am unbenetzbaren Blatte nicht, sondern rollen rasch ab. Aufgesetzte Wassertropfen, welche auf benetzbarer Oberfläche sich sofort ausbreiten, sitzen auf unbenetzbaren Oberhäuten mit sehr kleinen Berührungsflächen auf, an welcher Luft anhaftet, die aber von der darüber liegenden Wassermasse mehr oder minder rasch absorbirt wird. Unter Wasser getaucht tritt die Benetzbarkeit unbenetzbarer Blätter in der Regel sehr bald ein, und sie tritt immer ein, wenn der Wachsüberzug aus getrennten Theilen (Fettkrystallen und Aggregaten von Fettkrystallen [1]) besteht. Dies ist der gewöhnliche Fall. Nur wenn eine zusammenhängende Fettschichte (z. B. die von de Bary beschriebene „Glasur") die Unbenetzbarkeit des Blattes bedingt, ist ein weitaus grösseren Zeitraum erforderlich, um durch

---

1) Wiesner, Ueber die krystallinische Beschaffenheit der Wachsüberzuge pflanzlicher Oberhäute. Botan. Zeitung, 1876.

blosses Untertauchen ein unbenetzbares Blatt in den benetzbaren Zustand überzuführen, z.B. das Blatt von *Sempervivum tectorum* nach 8—10 Tagen. In solchen Fällen befördert die mechanische Kraft der fallenden Wassertropfen das Zustandekommen der Benetzbarkeit. Dass aber das Wasser als solches ein mit „Glasur" versehenes Blatt in den benetzbaren Zustand überführen kann, ist mit Rücksicht auf die Thatsache, dass die Substanz der Glasur in Wasser unlöslich ist, noch eine räthselhafte Sache.

Dass das mit starkem Wachsüberzug bedeckte und infolge dessen unbenetzbare Blatt der Echeverien sowohl durch die mechanische Kraft fallender Wassertropfen als durch Versenken unter Wasser benetzbar wird, lehren folgende Versuche. Lässt man auf ein Blatt einer *Echeveria* continuirlich Wassertropfen auffallen, so verschwindet der Wachsüberzug an jenen Stellen ganz oder zum grössten Theile, auf welche die Tropfen auffallen. Wenn die lebendige Kraft der fallenden Tropfen mindestens 0.0004 Kil. Met. beträgt, so tritt die Ablösung des Fettüberzuges schon nach 24 Stunden im. Das Blatt wird an diesen Stellen benetzbar, freilich — im vermindertem Maasse — auch an benachbarten Stellen, an welchen nach und nach Tröpfchen haften bleiben.

Taucht man die ganze Blattrosette (umgekehrt) unter Wasser, so tritt erst nach 2—3 Tagen — sonst gleiche Verhältnisse namentlich in Bezug auf die Luft- und Wassertemperatur vorausgesetzt — die Benetzbarkeit ein. *Echeveria* repräsentirt somit nicht den gewöhnlichen Fall, weil tropfendes Wasser rascher als ruhig stehendes die Blätter überdeckendes Wasser die Benetzbarkeit herbeiführt.

Taucht man ein abgelöstes Blatt der *Echeveria* unter Wasser, so wird es gewöhlich schon in kürzerer Zeit vollkommen benetzbar [1]). Noch viel rascher tritt aber die Benetzbarkeit ein, wenn man eine abgezogene Oberhaut mit Wasser in Berühung bringt. Lässt man zu einer abgezogenen unter Deckglas liegenden

---

1) Weitaus auffallender ist die raschere Benetzbarkeit abgeschnittener gegenüber den noch im normalen Verbande befindlichen unter Wasser getauchten (jungen) Blättern an *Maranta setosa* zu beobachten.

Oberhaut Wasser zufliessen, so sieht man wie rasch die zwischen den Fettkryställchen (und Krystallaggregaten) befindliche Luft von dem vordringenden Wasser verdrängt wird; nach wenigen Minuten ist der grösste Theil der Oberhaut schon in continuirlichem Zuge mit Wasser überdeckt.

Man wird aus diesem Verhalten den Schluss ziehen dürfen, dass die Quellung der Zellmembranen, welche am raschesten an den Zellen der abgezogenen mit Wasser in Berühung stehenden Oberhaut eintritt, die Benetzbarkeit eines mit discontinuirlichem Wachsüberzug bedeckten Blattes befördert.

Da die Quellung der Zellhäute der Epidermis noch einige Zeit anwährt, wenn das Blatt nicht mehr mit Wasser überdeckt ist, so wird es verständlich, dass ein durch die Wasserwirkung benetzbar gewordenes Blatt auch nach dem Trocken- werden der Oberfläche für einige Zeit noch im benetzbaren Zustande verharrt.

Wien, im November 1896.

UEBER DIE BLÜTHENKNOSPEN HYDATHODEN EINIGER TROPISCHEN PFLANZEN

VON

S. H. KOORDERS.

Einleitung.

Die ersten mit Wasser gefüllten Knospen, die ersten sogenannten Wasserkelche oder Wasserknospen wurden in 1888 von Treub bei einer im Botanischen Garten in Buitenzorg cultivirten Bignoniacee, bei *Spathodea campanulata* Beauv. entdeckt und beschrieben. Im Jahre 1891 entdeckte darauf Lagerheim in Südamerika in *Iochroma macrocalyx* Benth., einer Solanacee, ebenfalls constant prall mit Wasser gefüllte Blüthenknospen. Vier Jahr später äusserste sich Raciborski auf Grund einer von ihm eingestellten Untersuchung an Herbariummaterial verschiedener Bignoniaceen-Knospen folgendermaszen: „Ahnliche Vorrichtungen" (wie bei *Spathodea camp.*) „scheinen auch bei anderen Bignoniaceen stattzufinden und deswegen sind die Untersuchungen des lebenden Materials sehr erwünscht." Eine noch in demselben Jahre publicirte Mittheilung von Greorg Kraus über „Wasserhaltige Kelche bei *Parmentiera cerifera* Seem. bestätigte die Worte von Raziborski und solches ist ebenfalls der Fall durch meine hier folgende Publication. Diese ist im Botanischen Institut der Universität in Bonn ausgearbeitet auf Grund der von mir dort an Alcoholmaterial und in Buitenzorg an lebendes Material gemachten Untersuchungen. Das ganze Untersuchungsmaterial entstammt dem Botanischen Garten in Buitenzorg, wo die betreffenden Pflanzen alle cultivirt sind. Mit Ausnahme von *Nycandra physaloides* deren Ent-

deckung ich Herrn Assistent-Hortulanus J. Smith in Buitenzorg verdanke, wurden die anderen Wasserkelche von mir an der lebenden Pflanze aufgefunden. Die chemischen Analysen des Kelchwassers verdanke ich Herrn Dr. W. G. Boorsma, Vorstand der pharmacologischen Abtheilung am Botanischen Garten in Buitenzorg.

Der von Haberlandt in seiner grundlegenden Arbeit über wassersecernirende und absorbirende Organe eingeführte Gesammtausdruck Hydathoden[1]) für alle Apparate und Stellen der Wasserausscheidung an den verschiedenen Pflanzenorganen ist auch hier von mir gebraucht.

I. BESCHREIBUNG DER BLÜTHEN-KNOSPEN-HYDATHODEN EINIGER TROPISCHEN PFLANZEN.

§ 1. Clerodendron Minahassae T. et B.

Die wasserhaltenden Kelche bei dieser Pflanze sind besonders interessant, weil dieselben nicht nur (wie bei *Parmentiera cerifera* und *Spathodea campanulata*) bei der Blüthenknospe ganz mit Wasser gefüllt sind und (wie bei *Iochroma macrocalyx*) auch bei der Blüthe prall von Wasser sind, sondern auch bei der Frucht einen bis oben am Rande mit Wasser versehenen Krug darstellen. Dieser letztere Fall ist nun bis jetzt nicht bekannt gewesen.

Clerodendron Minahassae ist ein baumartiger Strauch von 3—4 Meter Höhe, welcher eine der grössten Zierden der nordcelebischen Flora ist. Die weissen Blüthen (Fig. 6) und die reifen Früchte fallen durch ihre schöne Farbe sehr auf. Letztere aber nur nachdem der nach der Befruchtung sich ansehnlich vergrössernde Kelch sternartig (Fig. 14) aufgesprungen ist. Die Kelchsegmente, welche noch kurz vor dem Aufspringen (Fig. 12) farblos waren, sind dann nämlich an der Oberseite (die frühere Innenseite) herrlich purpurrot gefärbt, während die blauschwarze glänzende Frucht sich scharf gegen diese rothe Farbe abhebt. Die Pflanze wurde von Teijsmann in der Provinz Minahassa in Nord-Celebes entdeckt, in den botanischen Gar-

1) ὑδωρ, ὑδατος Wasser und ὁδὸς Weg.

ten in Buitenzorg eingeführt und von ihm zusammen mit Binnendijk zuerst benannt und beschrieben. Nachher wurde von Miquel in den Annales Lugd. Bat. die species zuerst abgebildet. Die colorirte Abbildung und die ausführliche Beschreibung Miquel's sind ausgezeichnet, aber die höchst eigenthümliche Wasserausscheidung der Kelche scheint den Beobachtern entgangen zu sein. Ich bemerkte dieselbe zuerst auf einer botanischen Reise in dem oben genannten Teile von Celebes im Jahre 1894, also etwa 25 Jahre nach Teijsmann's Reise.

Die von mir an dieser Pflanze gemachten Untersuchungen sind zum Teil an lebendem und in Alcohol conservirtem Material im botanischen Garten in Buitenzorg, zum Teil an Alcoholmaterial des Universitätsgartens in Utrecht gemacht. Das letztere Material verdanke ich Herrn Prof. Went. Es entstammt einem lebenden Exemplare, das wahrscheinlich von der Originalpflanze von Miquel herkommen wird. Wie ich mich bei der Einsammlung in Utrecht mit Prof. Went überzeugte findet bei der im Utrechter Gewächshause cultivirten Pflanze sowohl bei Blüthen, wie bei Blüthenknospen die Wasserausscheidung innerhalb des Kelches reichlich statt. Früchte fehlten an der Utrechter Pflanze. Dieselbe soll da nur im September—November blühen. Im Buitenzorger Garten blüht dieselbe aber im Freien wenigstens 2 oder 3 mal pro Jahr.

Weil dasselbe für die Erklärung des biologischen Zweckes der Clerodendron-Wasserkelche vielleicht Werth haben könnte muss hier erwähnt werden, dass sowohl bei allen von mir in der Heimath gesammelten specimina, wie bei allen Blüthenknospen, Blüthen und Früchten der Kelch an der Aussenseiten an mehreren Stellen, zuweilen fast auf der ganzen Oberfläche, mehr oder weniger tief von Thieren, wohl von Insecten angebissen war. Nie aber fand ich so tief angebissene Kelche, dass die Innenwand zerstört war, und das Wasser herausgeflossen war. Die älteren Bisswunden hatten sich meistens geschlossen, aber infolge des Bisses waren meist mehr oder weniger starke Deformationen entstanden, welche besonders an alten Fruchtkelchen, namentlich im Buitenzorger Garten ziemlich auffallend

waren. Im Letzteren erzeugt die Pflanze wie in der Heimath aber zahlreiche Samen. Obwohl Vermittlung der Befruchtung durch Thiere mir höchst wahrscheinlich scheint, kann ich in dieser Hinsicht leider keine Sicherheit geben. Später hoffe ich hierüber einige Versuche anstellen zu können.

Betrachten wir jetzt den Kelch.

Die Blüthenknospe besitzt nur in der ersten Jugend Bracteae und zwar nur sehr kleine, welche die Knospe sehr unvollkommen schützen. Auch der Kelch ist nur bei sehr jungen Knospen aussen etwas geschützt und zwar durch eine dichte Schicht mit der Lupe kaum wahrnehmbarer Köpfchenhaare. Dieses ist der Fall bei Knospen von weniger als 1½ mm. Grösse, in welcher, wie Fig. 5 zeigt, die Anlagen der Corolla erst eben sich zu bilden anfangen. Während bei einer derartigen Knospe die 5 bereits unten verwachsenen Kelchblätter schon verhaltnismässig lang sind und einen konischen Hohlraum umschliessen, ist von der Anlage der Geschlechtstheile noch keine Spur zu sehen und bilden die 5 petala nur ganz kleine Wülstchen im Grunde des Hohlraumes. Die 5 Kelchzipfel schliessen mit den Seiten ganz eng an einander und neigen innenwärts so zusammen, dass an der Spitze des konischen Hohlraumes ein schmaler Kanal nach aussen offen bleibt. Eine Verwachsung der Kelchzipfel zu einer Calyptra findet aber nicht statt. Höchst interessant (Fig. 19, 34) ist aber der nahtförmige Verschluss der Kelchzipfel, dadurch, dass die Zellen, welche die einander berührenden Ränder der Zipfel bilden, eine zickzackförmig verdickte Cuticula aufweisen, deren Zacken genau in die Einkerbungen des anderen Kelchzipfelrandes hineinpassen, obwohl die Länge der Zacken sehr ungleich ist. Besonders bei älteren Knospen ist dieser merkwürdige Kelchverschluss schön ausgebildet. Dass die sehr ungleich lang sägezahnartigen Auswüchse des einen Kelchzipfels genau in die Vertiefungen des anderen Kelchzipfels hinein passen, lässt sich dadurch erklären, dass die Anlagen dieser Cuticularspitzen und Wülste sich ausbilden, während die Kelchzipfel infolge des Turgors mit den Rändern fest auf einander gedrückt sind.

Bei Blüthenknospen, welche kaum $\frac{1}{15}$ der fertig ausgebildeten Länge erreicht haben, siud diese Cuticularverdickungen bereits angelegt.

Der Kanal, welcher die Verbindung des Kelchhohlraumes mit der Aussenwelt darstellt, ist in keiner Weise, weder durch „languettes", wie Treub bei *Spathodea campanulata* gefunden, noch durch Wattenpfropf-ähnliche Haarbildungen, wie Raciborski bei *Heterophragma adenophyllum* entdeckt hat, noch durch andere Bildungen verstopft. Für den Verschluss des Kanals ist aber durch den Turgor, wie einfache Versuche durch Austrocknen zeigen, für das Zusammenneigen der Kelchzipfel gesorgt. Erst die herauswachsende Corolla ist (Fig. 8, 10) im Stande den Turgor zu überwinden. Während die Blüthenkrone ganz ausgebildet ist, sind die Kelchzipfel meist etwas auswärts gekrümmt. Nachdem die Krone aber abgefallen ist, und die Frucht sich zu bilden anfängt, nähern sich die Kelchzipfel abermals mit ihren Spitzen, während der Kelchtubus ansehnlich in die Breite und auch in die Dicke auswächst (Fig. 13, 12). Ist aber einmal die Frucht gereift, dann biegen sich die Kelchzipfel nicht allein aufs Neue auswärts, sondern es findet dann sogar ein Einreissen des mehr oder weniger fleischig-lederartigen Kelches statt. Mit dem Einreissen längs der 5 Verwachsungslinien geht wahrscheinlich ein Auswärtskrümmen Hand in Hand, bis die ursprünglichen 5 Kelchblätter die Frucht an der Basis sternartig umgeben. Eigenthümlich ist es, dass bis zur Fruchtreife der Kelch nach dem sternartigen Ausbreiten nicht allein an Dicke und Länge, sondern auch an Wassergehalt ansehnlich zunimmt. Das früher, z. B. bei älteren Blüthenknospen, mit grossen Intercellularen erfüllte collenchymatische Parenchym ist bei dem sternartig zerrissenen Kelche durch aüsserst dünnwandiges, sehr grosszelliges, nur kleine Intercellularlücken frei lassendes, prall mit Wasser gefülltes und nur mit ausserst dünner Plasmaschicht versehenes Gewebe vertreten. Erwähnt muss hier werden, dass die anatomische Untersuchung unter Anwendung geeigneter Tinctionen bei den Hydathoden an der Innenwand derartig zerrissener fleischiger Sternkelche, sowohl im Plasma, wie im Zellkern Desorganisation

gezeigt werden konnte. Hierauf wird noch später zurückzukommen sein.

Wenn wir anstatt einer in Fig. 5 abgebildeten Knospe etwas ältere und Blüthen untersuchen, so ergiebt sich Folgendes.

Bei einer 3 mm. langen Knospe (Fig. 1) bemerkt man schon mit der Lupe auf Längsschnitten deutlich einen konischen, von dem stark in die Länge gewachsenen Kelche umschlossenen Hohlraum. Indessen sind die Kronenblätter sehr im Wachsthum zurückgeblieben, obwohl sie etwas an Länge zugenommen haben. Die ersten Anlagen der Genitalien sind kaum sichtbar (Fig. 2). Und während bei der jüngeren Knospe der Innenrand des Kelches aus gleich grossen Epidermiszellen besteht, und nur die Aussenwand drüsige Haarbildungen besitzt, zeigt bei dieser älteren Knospe die Epidermis der Kelchinnenwand besonders im basalen Theile eine weitgehende Differenzirung, indem viele Epidermiszellen zu drüsenartigen Haaren ausgewachsen sind oder im Begriffe sind sich dazu umzubilden.

Bei einer 8 mm. langen Knospe (Fig. 3), in welcher, wie Fig. 4 zeigt, die männlichen und weiblichen Organe sich bereits deutlich differenzirt haben, ist die ganze Innenwand mit zahllosen derartigen fertigen und in Anlage begriffen en Drüsenhaaren bedeckt. An der Aussenseite werden aber bei Knospen dieser Grösse nur noch wenig neue Glandulae gebildet, während noch bei älteren Blüthenknospen die Neubildung derartiger Glandulae an der Kelchinnenseite fortdauert. Bei ausgebildeten Blüthen fand ich aber auch an der Kelchinnenwand keine Neubildung von Drüsen. Die Zahl derselben ist aber dann bereits sehr ansehnlich und mit der Lupe kann man dieselben dann deutlich wahrnehmen. Ich fand an der Kelchinnenseite pro 1 mm.^{2} 45—55 derartiger Glandulae. An der Auszenseite ist die Zahl ungefähr ebenso gross oder sogar noch grösser, aber die Glandulae der Kelchaussenwand zeigen sich bei Blüthen viel ärmer an Protoplasma, wie die der Innenwand. Während die Glandulae der letzteren bei ausgewachsenen Blüthenknospen und bei Blüthen von Protoplasma strotzen, ist bei vielen Glandulae der Aussenwand der obere Theil, welcher sich bei den Innenwanddrüsen gerade durch beson-

deren Plasmareichthum auszeichnet, inhaltsleer oder plasmaarm und nicht selten, besonders bei älteren Blüthen nur die stark verdickte Stielzelle (siehe unten) erhalten geblieben, während der obere Theil eingetrocknet und zerrissen ist.

Weil die Lebendfärbung mit Methylviolett mir gezeigt hat, dass die Wasserausscheidung innerhalb des Kelches *nur* durch die drüsenartigen Hydathoden stattzufinden scheint, werden wir zunächst den Bau dieser Wasser ausscheidenden Organe näher ins Auge zu fassen haben. Wir werden dann auch versuchen einige Auskunft zu erhalten über den Zellinhalt und das physische und chemische Verhalten der Membranen.

Zunächst sei hier aber erwähnt, dass der Versuch der Lebendfärbung in derselben Weise gemacht ist, wie von HABERLANDT mit Laubblatthydathoden. Das Wasser wurde dabei von mir zunächst aus der Kelchurne entfernt, die Blüthenknospe dann etwa eine Viertelstunde ausgetrocknet und dann nachher in eine schwache Lösung von Methylviolett gelegt und darin eine Stunde oder länger gelassen. Nach dem Versuch zeigte sich nur der Inhalt der Hydathoden gefärbt, während der Inhalt der Epidermiszellen ganz ohne Färbung geblieben war. In Oberflächenschnitten hoben sich die Hydathoden dann als zahlreiche dunkelviolette Kügelchen von der farblos gebliebenen weisslichen Epidermis sehr scharf ab (Fig. 15).

Merkwürdigerweise sind wiederholte Tinctions-Versuche mit Anilin-Farbstoffen, welche von mir mit viele Monate altem Alcoholmaterial angestellt wurden, erfolglos geblieben. Es gelang mir nicht den Zelleninhalt intact gebliebener Kelche bis zu grösserer Tiefe hinein zu färben, weder mit Picrinsäure-anilinblau, noch mit abwechselnden Lösungen von Ferrocyankalium und Ferrichlorid. In einzelnen Fällen, aber nicht immer, waren die Hydathoden, auch einige derjenigen an der Aussenkelchwand am stärksten tingirt und häufig sogar nur letztere. Vielleicht lässt sich diese geringe Durchlässigkeit durch die Schleimschichten erklären, welche durch das Liegen in absolutem Alcohol noch stärker gegen das Eindringen schützen als solches bereits bei der lebenden Pflanze der Fall sein wird.

Aus den Figuren 24—29, 30 und 32 geht deutlich hervor, in welcher Weise die Kelchinnenwand-Hydathoden sich entwickeln. Die vollständig ausgebildeten Trichome bestehen aus einem einzelligen Stiel, auf welchem ein abgeplattet-halbkugeliger oder scheibenförmiger stets mehrzelliger Theil aufgesetzt ist. Die Zellen des letztgenannten Theiles werden wir stets mit dem von HABERLANDT für Blatttrichomhydathoden eingeführten Namen Köpfchenzellen bezeichnen, während wir diejenigen Zellen, welche mit den anderen Epidermiszellen in gleicher Höhe stehen, aber sich unmittelbar unterhalb der Stielzelle befinden durch den Namen Fusszellen andeuten. Die Fusszellen bilden mit der Stielzelle und den Köpfchenzellen zusammen den Wasser ausscheidenden Apparat.

Fuszzellen sind gewöhnlich zwei, zuweilen vier vorhanden. Sie entstehen aus der einen ursprünglichen Fusszelle durch Längstheilung. Die Wände der Fusszellen sind nie cuticularisirt und die obere Wand, sowie die Längswand oder Längswände, welche dieselben trennen, sind stets sehr zart.

Die Stielzelle ist sehr stark gebaut, in der Regel etwas mehr cylindrisch und in die Länge gezogen wie als übrigen Epidermiszellen. Die Form variiert vom Cylinder bis zum abgestumpften Kegel und zwar so, dass die kleinste Kegelfläche sich der Epidermis zukehrt.

Die Aussenwand der Stielzelle ist bei nicht gar zu jungen Blüthenknospen, bei Blüthen und Früchten aussergewöhnlich dick. Die Verdickung dieser Membran ist eine ziemlich gleichmässige (Fig. 20, 21), insofern sich nur am basalen Ende eine etwas grössere mehr oder weniger deutlich ringförmige Verdickung zeigt. Letztere Verdickung tritt besonders hervor, wenn man die angrenzenden Epidermiszellen durch concentrirte Schwefelsäure zerstört (Fig. 41, 41*a*). Nach Behandlung mit Chlorzinkjod nimmt diese enorm verdickte Wand der Stielzelle welche einem dicken Rohre einer Wasserleitung gleicht, eine dunkel gelbbraune bis rothbraune oder orangebraune Färbung an. Letztere Farbe herrscht vor.

Die obere Wand der Stielzelle ist zart, nicht cuticularisirt und meist etwas auswärts gebogen.

Die Köpfchenzellen sind, wie die Figuren 23, 36 und 37 zeigen, sehr zahlreich, meist in der Zahl 10—12, aber nicht selten auch bis zu 20 vorhanden. Sie liegen stets in einer einzigen Schicht (Fig. 20, 32). Hervorgegangen sind sie durch nachträgliches Auftreten antikliner oder zuweilen auch pericliner Wände nach vorhergegangener Quadrantentheilung der obersten, in Fig. 26 abgebildeten kugelsegmentförmigen Zelle. Ihre Gestalt ist bei Alcoholmaterial für die inneren Zellen eine an den Seiten etwas abgeflachte. Die peripherischen Köpfchenzellen sind nach aussen regelmässig abgerundet. In Grösse sind die verschiedenen Köpfchenzellen unter einander etwas, aber nicht auffallend verschieden. Durch diesen Bau wird ein einschichtiges vielzelliges, mehr oder weniger scheibenförmiges oder halbkugeliges Gebilde dargestellt, welches den obersten Theil des Wasserapparates formt und welches wir als einheitliches Ganzes betrachten können.

Diese Halbkugel zeigt nun, wenn man jüngere und ältere Hydathoden, besonders unter Anwendung verschiedener Reagentien, untersucht einige Eigentümlichkeiten hinsichtlich der Aussenwand, so dass darauf näher eingegangen werden muss.

Betrachten wir zunächst eine *noch nicht ganz* fertig ausgebildete Hydathode wie sie in Fig. 29 abgebildet ist, so zeigt sich dieselbe von einer einschichtigen dünnen Membran umhüllt, welche der längeren Einwirkung concentrirter Schwefelsäure nicht widersteht. Auch nach dieser Behandlung zeigt sich keine Längsspaltung der äusseren Zellhaut. Letztere findet aber bei älteren Trichomen wohl statt, insofern sich dieser Trennungsprocess noch nicht vollzogen hat infolge der Wasserausscheidung während des Lebens. Obwohl diese Differenzierung der Aussenwand in eine innere und äussere Schicht und eine wie es scheint kurz nach Anfang der Secretion auftretende Trennung bei Trichomhydathoden und bei echten Drüsen eine sehr bekannte Erscheinung ist, findet dennoch bei *Clerodendron Minahassae* keine Zerreissung dieser gehobenen äusseren Membran statt. Ich habe mich hiervon durch genaue Untersuchung vieler Hunderte von Schnitten überzeugt. Und darum muss hier dar-

auf ein ganz besonderes Gewicht gelegt werden, weil die äussere sich bei anfangender Secretion loslösende Membranschicht den ganzen oberen Teil des Wasserausscheidungsapparates wie ein Sack einhüllt (Fig. 20, 22, 33, 43). Höchst eigenthümlich ist es nun, dass dieser Sack bei ganz ausgebildeten Hydathoden sich mit den üblichen Reagentien als *cuticularisirt* aufweist und selbst bei Anwendung der stärksten mir zur Verfügung stehenden Vergrösserung (Immersion $\frac{1}{16}$ Leitz und Ocular V) an keiner Stelle perforirte oder verdünnte Stellen aufweist.

Obwohl auf diese cuticularisirte Membran, welche sich für Wasser und z. B. auch für eine wässerige Methylviolettlösung *durchlässig* zeigt im Verband mit den relativ vereinzelt dastehenden von Schimper, Stadler, Haberlandt und Schniewind-Thies entdeckten Beispielen der Wasserausscheidung durch eine cuticularisirte Membran hindurch, noch später am Schlusse dieser Abhandlung zurück zu kommen sein wird, so möge hier das Resultat einiger Versuche betreffs der physischen und chemischen Eigenschaft dieses Cuticularsackes eine kurze Erwähnung finden.

Die Figuren 20 und 22 zeigen zwei nicht ganz median getroffene Längsschnitte durch Trichomhydathoden und eines Theiles der Kelchinnenseitenepidermis nach Einwirkung von Chlorzinkjod. Der Zellinhalt ist hier der Deutlichkeit wegen weggelassen. Die Oberhaut der Epidermis ist stark in die Dicke gequollen und hat an der inneren Hälfte, besonders nach innen zu, eine sehr dunkele violette Färbung angenommen. Dann folgt nach aussen zu eine fast farblose Schicht und darauf eine dünne, bleich-strohgelb gefärbte Cuticula. Die Längswände weisen dünnere, netzartig auf der Wand verteilte Stellen auf, welche sich nach der Chlorzinkjodbehandlung als schmutzig weisse Stellen gegen die violett gefärbte Umgebung abheben. Die Aussenwände der Stielzelle sind zwar sehr dick, aber blos wenig gequollen und wie oben gesagt wurde mehr oder weniger orangegelb gefärbt, während die Ober- und Unterwand relativ zart geblieben sind und eine schwach violette Färbung angenommen haben. Die Köpfchenzellen mit dem dieselben umhüllenden Cuti-

cularsack fallen jetzt sehr stark auf. Letzterer hat sich überall gleich deutlich, aber nur sehr bleich olivenbraun gefärbt und ist dabei äusserst dünn geblieben. Derselbe bietet eine ganz glatte, wie es scheint gespannte Oberfläche dar, durch welche man jetzt mit Leichtigkeit die wie durchsichtige, gespannte, sehr dünnwandige Blasen aussehenden Köpfchenzellen sehen kann. Besonders bei dem in Figur 22 abgebildeten Präparate ist dieses sehr ersichtlich.

Es zeigen also hier die schweinsblasenähnlichen Cuticularsäcke des Trichomes und die Cuticula der Epidermis mit Chlorzinkjod eine verschiedene Färbung. Vielleicht darf diese verschiedene Farbe verschiedenen chemischen Zusammensetzungen zugeschrieben werden.

Für die Kenntnis des Baues der Hydathoden kann man sehr instructive Präparate erhalten, wenn man die Schnitte erst in Eau de Javelle oder Kaliumalcoholat liegen lässt und sie dann, nach vorherigem Auswaschen, mit verschiedenen Anilinfarbstofflösungen behandelt. In Fig. 43 ist eine derartig mit Gentiana-violett gefärbte Hydathode abgebildet. Der jetzt stark aufgeblähte fast farblos gebliebene, hyaline Cuticularsack hebt sich sehr scharf gegen die dunkel gefärbten Hydathoden und Epidermiszellen ab, und die besondere Zartheit dieser fast wie eine Seifenblase aussehenden Cuticularhülle fällt hier sehr auf. Von Oberflächenschnitten der Innenkelchwand erhält man auch sehr schöne Praeparate, wenn man sie in obiger Weise durchscheinend gemacht hat und sie dann mit Safranin-Anilinwasser und sie nachträglich mit Boehmer'schem Haematoxylin behandelt. Wie Fig. 18 zeigt sind alle Hydathoden dann prachtvoll kirschroth und das epidermale und subepidermale Gewebe schön violett gefärbt. Die rothe Farbe der zarten epidermalen Cuticula schadet in diesem Falle keineswegs der Deutlichkeit des Bildes, weil ja die dunklere violette Farbe der dickeren unter derselben liegenden Membranschichten und Membranen durch diese zarte rothe Schicht hindurchscheint, ebenso wie dieses bei Chlorzinkjodpräparaten von Oberflächenschnitten der Fall ist (Fig. 16). Sehr scharfe Bilder der Hydathoden bekommt man auch, wenn

durchscheinend gemachte Oberflächenschnitte erst in verdünnte Jod- oder Jodjodkaliumlösung gelegt werden, dann in Wasser abgespüllt und beobachtet wird in Wasser, dem nur Spuren von Schwefelsäure zugesetzt sind. Im ersten Falle heben sich die Hydathoden als schön hellgelb oder bräunlichgelb gefärbte Scheiben gegen die fast farblos gebliebene Epidermis ab, während im anderen Falle die Farbe der Scheiben mehr bräunlich ist und die der epidermalen und hypodermalen Schicht eine sehr schwach violette. In beiden Fällen sieht man im Centrum jeder dieser Scheiben einen dicken dunkelbraunen Ring. Dies ist die stark verdickte im optischen Querschnitt getroffene Stielzelle.

Legen wir zarte mit Eau de Javelle behandelte Oberflächenschnitte in concentrirte Schwefelsäure so sind innerhalb weniger Minuten nur die Cuticula der Epidermis und Stielzelle mit der blasenartigen Hülle der Köpfchenzellen der Hydathoden übrig geblieben. Und zwar ist die epidermale Cuticula häufig nur bei schiefem Lichte oder nach Färbung deutlich zu sehen. Die Hydathoden fallen aber jetzt sehr auf durch die bräunlichgelbe, sehr dickwandige, cylindrische Stielzelle, welcher die ballon-artig aufgeblähte, *ganz intact gebliebene* Hülle der Köpfchenzelle aufgesetzt ist. Von den übrigen Membranen des Wasserapparates ist keine Spur mehr zu sehen. Auch die Querwände sind vernichtet, und wenn man die Schnitte von unten beobachtet, sieht man durch die perforirte Epidermiswand in den Hohlraum des eigenthümlichen Gebildes hinein. Bei dem leisesten Druck auf das Deckglas, reissen die Hydathoden von der epidermalen Cuticula ab und man sieht nur bei sehr vorsichtiger Behandlung ein Bild wie Fig. 40 es darstellt. Die meisten der gestielten Kugeln schwimmen in der Beobachtungsflüssigkeit frei umher (Fig. 41). Die Verbindung zwischen der Kugel und dem Stiele ist eine sehr feste, und nur einige Male sah ich eine Trennung von Kugel und Stiel.

Noch muss hier bemerkt werden, dass die Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure mir die Überzeugung gegeben hat, dass die Widerstandsfähigkeit der ballonartigen Hydathodenhüllen

in keinem Falle eine geringere ist, wie die der epidermalen Cuticula. Und da nun dass Wasser ausschliesslich durch die Hydathoden und durch die gewöhnlichen Epidermiszellen ausgeschieden wird, so ist dieses besonders bemerkenswerth.

Bevor ich jetzt zur Schilderung desjenigen übergehe, was mir die Untersuchung über Zellinhalt der Hydathoden und der übrigen Kelchepidermiszellen, ganz besonders des Protoplasmas und des Zellkerns bekannt geworden ist, muss ich hier noch bemerken, dass Spaltöffnungen nur auf der Aussenwand des Kelches von mir gefunden wurden, und dass ich an der Kelchinnenwand überall lückenlose Verbindung der Epidermiszellen constatiren konnte.

Während in äusserst jungen Blüthenknospen, wo die Hydathoden noch nicht alle angelegt sind, ist der Unterschied zwischen dem Plasmareichthum der Kelchinnenwandtrichome und der Epidermiszellen, sowie des Parenchyms nur ein geringer und während in diesem Stadium die Zellen grosse Vakuolen besitzen, ist bei etwas älteren Blüthenknospen und besonders bei Blüthen und Fruchtkelchen der Unterschied ein höchst bemerkenswerther. Es strotzen dann nämlich die Hydathoden, und von diesen hauptsächlich die Köpfchenzellen, von Protoplasma, während bei den übrigen genannten Gewebszellen nur ein relativ dünner Cytoplasma-Wandbelag gefunden wird. Besonders fällt dieser relative Plasmareichthum der wasserausscheidenden Organe auf, wenn man mit Iod oder mit Anilinfarbstoffen z. B. mit Anilinblau, Congoroth u. s. w. das Plasma färbt. In der Stielzelle fand ich verhältnissmässig viel weniger Cytoplasma, wie in den Köpfchenzellen.

Bei aufgesprungenen Fruchtkelchen ist wie zu erwarten war der Plasmareichthum der Hydathoden ebenso gering, wie in den Epidermis- und Parenchymzellen. Sind ja hier die Hydathoden bereits ausser Funktion. Solange aber vom Kelch reichlich Wasser ausgeschieden wird, ist der relative Plasmareichthum der Hydathoden ganz auffallend.

Es muss hier hervorgehoben werden, dass die Cytoplasten der Fusszellen häufig mit dem Cytoplast der Stielzelle so fest

verbunden sind, dass der Zusammenhang selbst noch bestehen bleibt, wenn durch Einwirkung concentrirter Schwefelsäure die nicht cuticularisirten Zellwände zerstört wurden und infolge dessen verschiedene Hydathoden sich von der Epidermalcuticula losgerissen haben und sich in der Beobachtungsflüssigkeit frei umherbewegen. Die Protoplasten dieser Fusszelle sieht man dann, wie die Fig. 46 zeigt, mit dem Protoplasmainhalt der Stielzelle zusammenhängen.

Ein Vergleich der Zellkerne der Hydathoden und der Epidermis- und Parenchymzellen ergiebt Folgendes.

Die Lage der Kerne in den Köpfchenzellen und in den Fusszellen scheint sehr constant. In ersteren fand ich die Zellkerne nämlich immer ungefähr in der Mitte derselben, während ich die Kerne bei den Fusszellen fast immer nur im unteren Ende fand. In der Stielzelle fand ich den Kern, sowie bei den Epidermis- und Parenchymzellen in verschiedenster Lage.

Weder in Grösse, noch in Form des Zellkernes konnte ich bei älteren Blüthenknospen, Blüthen und Fruchtkelchen grosse Verschiedenheiten zwischen den Epidermis- und Hydathodenzellen bemerken.

Die Grösse der ruhenden Kerne variirte zwischen 4—5 μ, und die Form von eiförmiger und kugeliger bis zu ziemlich unregelmässiger Gestalt. In Fig. 35 a—p sind einige Kerne abgebildet nach Behandlung mit Methylgrünessigsäure.

Die Kerngrösse in den in Bildung begriffenen Kelchinnenwandtrichomen war selbstverständlich viel grösser, als wie das oben für ausgebildete Zellen angegebene Mass. Der Nucleolus eines derartigen Zellkernes ist sogar wie die Figuren 31 und 32 zeigen zuweilen allein fast so gross wie der ganze Zellkern einer ausgebildeten Epidermis- oder Köpfchenzelle.

Mit verschiedenen Tinctionsmitteln zeigten in stark funktionirenden Hydathoden die Zellkerne der Köpfchenzellen nicht selten eine Verschiedenheit in der Stärke der Färbung von den jungen Epidermis- und Parenchymzellen. Mit Safranin färbten sich die Kerne der letzteren z. B. schneller und stärker wie die der Hydathoden.

Mit Methylgrünessigsäure wurden die Nucleolen sehr dunkel, fast pechschwarz tingirt. Es wurde in den Kernen der fertigen Kelchzellen mit Ausnahme einzelner Epidermiszellen sehr junger Blüthenknospen nur ein Nucleolus gefunden. Ein derartiger Kern in Figur 35 h abgebildet.

Während bei allen beobachteten Zellkernen in den functionirenden Kelchen stets eine körnige Structur des Kerngerüstes wahrgenommen werden konnte, deren Chromatinkörner sich mit Fuchsin-Iodgrün oder Fuchsin-Methylgrün gut färben liessen, zeigten die Zellkerne ein gelatinöses, homogenes Aussehen, wenn sehr alte nicht mehr functionirende Hydathoden untersucht wurden, z. B. bei aufgesprungenen Fruchtkelchen. Merkwürdig war noch dabei, dass mir die Tinction derartiger Kerne nicht gelang, während das Cytoplasma sich deutlich tingirt hatte. Die wahrscheinlich in Desorganisation begriffenen Zellkerne heben sich jetzt als schimmernde gelatinöse weissliche Flecke gegen das gefärbte Plasma ab. Eines der von mir untersuchten ausser Function getrennen Trichome lieferte fast genau das Bild wie dies in der schönen Arbeit von Frau Schniewind—Thies über Nectarien [1]) in den Fig. 122 und 116 vorkommt. Das letztere erinnerte an den Desorganisationsprocess innerhalb einer Köpfchenzelle und das erstere an dasjenige innerhalb der Stielzelle.

Im Obigen haben wir uns ausschliesslich mit der Innenwand des Kelches befasst und wo bei der Besprechung des Hydathoden resp. Trichomen nichts Specielles hinzugefügt wurde, hat Alles nur Bezug auf die Kelchinnenwand.

Eine Untersuchung der Aussenwand des Kelches lehrt wie schon angedeutet wurde, dass sich auch dort eine grosse Zahl nach demselben Typus gebaute Trichome befinden. Bemerkenswert ist hierbei, dass die Aussenwand bereits ganz dicht mit derartigen Trichomen bedeckt ist, wenn die Innenwand noch keine Trichom-Hydathoden gebildet hat und dass von dem Augenblicke an wo die Zahl der Kelchinnenwand-Hydathoden zunimmt,

---

1) l. c. Tabula 7.

der Inhalt derselben reicher an Protoplasma wird und deren Functionsfähigkeit steigt, die meisten der Aussenwandtrichomen protoplasmaarm werden und zum Teil ganz zu Grunde gehen. Und dieses zwar bereits auf Blüthenkelchen, in welchen die Innenwandtrichom-Hydathoden gerade alle von Protoplasma strotzen und kräftig Wasser secerniren. Dieses Functionsloswerden und Zugrundegehen tritt aber nicht bei allen Trichomen auf der Kelchaussenwand ein. Es ist dies nur der Fall mit den zwar aussen an Zahl dominirenden, aber an Grösse den Innenwandtrichomen zurückstehenden Trichomen. Nicht der Fall ist es mit einer geringen Anzahl auch nach dem Innenwandhydathodentypus gebauten Trichomen und zwar scheinen diese ebenso lange functionsfähig zu bleiben, wie die letzteren. Wenigstens ist ihr Plasmareichthum auffallend. Ihre Gesamtzahl steht der der Innenkelchwandhydathoden weit zurück. Sie sind nach 2 Typen gebaut. Der eine Typus ist in Grösse und Bau den Innenwandhydathoden genau gleich. Der andere Typus besteht ebenfalls in einer Stielzelle mit sehr dicker, ganz cuticularisirter Wand und einer einzelnen Schicht von Köpfchenzellen. Aber dieselben sind grösser (Fig. 42), haben eine relativ viel grössere Zahl Köpfchenzellen, welche ausserdem derartig gruppirt sind, dass durch diese Zellschicht eine Art Schüssel gebildet wird. Während nun die Kerne dieser Schicht immer genau in der Mitte liegen, wird die Aehnlichkeit mit einem Schüsselnectarium im Allgemeinen so gross, dass ich nicht unterlassen darf, hierauf die Aufmerksamkeit zu lenken. Allerdings muss der Beweis geführt werden. Mein Alcoholmaterial eignete sich nicht dazu.

Wir hätten hier, wenn meine Annahme sich als richtig erweist, wieder ein Beispiel, wie Haberlandt schon verschiedene entdeckt hat, und wie ich auch bei mehreren anderen wasserhaltigen Kelchen gefunden habe, der Entstehung von Trichom-Nectarien aus Hydathoden. Mit der Functionsänderung wäre hier nur geringe Veränderung in Form und Grösse zu bemerken.

Sehr eigenthümlich ist aber, dass an der Kelchinnenwand nur in dem unteren Teile und nur in geringer Zahl sich auch derartig schüsselförmige Trichome befinden. Weil nun aber in dem

ausgeschiedenen Wasser von Dr. Boorsma keine Spur Zucker aufgefunden werden konnte muss für diese Innenwandtrichome auch Hydathoden- und keine Nectarienfunction angenommen werden, es sei denn, dass die geringen Spuren reduzirender organischer Substanz, welche Dr. Boorsma in dem Kelchwasser entdeckt (siehe unten) wirklich Zucker wäre.

Eine blasenförmige Abhebung der Köpfchenzellen, eine Cuticula, wie dieselbe bei den echten typischen Innenwandhydathoden so auffallend war, habe ich bei diesen Schüsselnectarien ähnlichen Gebilden nie beobachtet. Einige Zahlen der Trichomzahl pro Quadratmillimeter mögen hier Erwähnung finden. Zugleich muss ich aber speciell hervorheben, dass nach dem oben Mitgetheilten über Plasmagehalt, Desorganisation und Functionsrückgang bei den verschiedenen Trichomen an verschiedenen Zeitpunkten während der Kelchentwickelung, keine direkten Schlüsse aus derartigen nackten Zahlen gezogen werden dürfen. Speciell bei *Parmentiera* werde ich auf diesen Punkt noch zurückkommen müssen.

Auf der Kelchwand einer älteren Blütenknospe wurden von mir folgende Trichomzahlen pro Quadratmillimeter ermittelt: 1) An der Innenwand 50—60 und an der Aussenwand 134 Stück. Bei vergleichender Untersuchung zeigten sich jedoch die ersteren 50—60 *alle* reich mit Protoplasma gefüllt, während dies von der grossen Zahl der anderen nur für höchstens 15—20 galt, und die übrigen ausserordentlich plasmaarm und zum Teil sogar bis auf die Stielzelle ganz zu Grunde gegangen waren.

Die Spaltöffnungszahl an der Kelchaussenwand beträgt ungefähr nur 5—6 pro Quadratmillimeter. An der Innenwand fehlen wie gesagt dieselben ganz.

Auf sehr jungen Corollen fehlen die Trichome. Aber bei etwas älteren etwa 10 mm. langen, noch in der Knospe mit Wasser umgebenen Blütenkronen fand ich einige den Kelchhydathoden ähnlich gebaute Trichome, aber nur an den Zipfeln. Diese kommen für Wasserausscheidung wohl nicht viel in Betracht, weil die Corolla nach diesem Stadium schnell aus dem Kelche herauswächst. Der Tubus ist aussen ganz ohne Haare, innen be-

finden sich aber auf demselben zahlreiche, einzellige, spitze, schief nach unten gerichtete Trichome. Dieselben werden wohl hinsichtlich der Wasserausscheidung weniger Beachtung verdienen und eher einem anderen Zwecke dienen.

Was den Kelch anbetrifft, so muss hier zuletzt noch eine merkwürdige Erscheinung erwähnt werden, auf welche mich Prof. SCHIMPER zuerst bei *Parmentiera* aufmerksam machte, nämlich die Schleimausscheidung der Kelchinnenwand und wahrscheinlich auch durch die Corollaaussenwand. Ich bedaure es sehr, dass mir diese Beobachtung bei der vorläufigen Durchmusterung des lebenden Materials in Java entgangen ist, denn jetzt in Bonn bin ich leider nur im Stande über diese und die anderen species an Alcoholmaterial einige diesbezügliche Untersuchungen ein zu stellen.

Am Schlusse dieser Abhandlung wird in den allgemeinen Betrachtungen noch auf die Schleimausscheidung zurückzukommen sein, besonders in der meiner Meinung nach sehr richtigen Ansicht von GOEBEL, welcher die Schleimschichten als „Schutz gegen das Wasser" auffasst.

Einige Beobachtungen mögen hier jedoch erwähnt werden. Die Aussenwand der Innenkelchepidermis und der Epidermis der Corolla-aussenseite (oder auch als Unterseite zu bezeichnen), sind beide mit nur einer äusserst zarten Cuticula überzogen. Beide sind ungefähr 4 μ dick und beide quellen bei Behandlung von fast concentrirter Schwefelsäure bis zu der $2\frac{1}{2}$ fachen Dicke auf und bilden dann eine gelatinöse, ohne Färbung in Wasser kaum sichtbare Masse, an deren Aussenseite man als äusserst zartes, aber deutlich sichtbares Häutchen die Cuticula beobachtet. Auf der Aussenseite dieser Cuticula sieht man dann sowohl bei dem Kelche, wie auch bei der Corolla dieselbe dünne Schleimschicht, welche auch vor der Schwefelsäure bei dem Alcoholmaterial beobachtet wurde. In der meist nur 1—$1\frac{1}{2}$ μ dicken Schleimschicht, welche nicht von der Schwefelsäure zerstört worden ist und kaum gequollen scheint, liegen zahlreiche Körnchen und eine erhebliche Zahl von Bacillus ähnlichen Microorganismen eingebettet.

Diese Microorganismen wurden von mir in allen lebend untersuchten Kelchen in erheblicher Menge gefunden. Weil ich dieselben meist in schleimähnlichen Colonien beisammen fand, und weil es mir zugleich aufgefallen war, dass das in den Blütenkelchen enthaltene Wasser stets schleimig war, suchte ich zwischen diesen Colonien und dem Schleimgehalte einen Verband. Es scheint mir jetzt jedoch wahrscheinlicher, dass diese Schleimmassen nicht von den Bacterien, sonderen von der Corolla- und Kelchepidermis herrühren.

Diese Microorganismen scheinen der Pflanze nicht im geringsten zu schaden. In keinem Blütenkelche fehlen sie. Sie dringen wohl in den mit Wasser angefüllten Hohlraum durch die zwischen den Kelchzipfeln (siehe oben) offen bleibende Communication mit der Aussenluft ein, ebenso wie dies für die Kelche von *Spathodea campanulata* von Treub angenommen wurde. Ebenso wie bei letzterer Pflanze muss hier bei *Clerodendron Minahassae* an eine Art Symbiose gedacht werden. Welcher aber der Nutzen, den hier die Phanerogame von den Microorganismen zieht, muss dahin gestellt bleiben. Möglich ist es, dass in dieser Hinsicht überhaupt kein Nutzen vorliegt.

In dem Alcoholmaterial lassen sich die Schleimklumpen mit dem unbewaffneten Auge wahrnehmen. Sie zeigen sich als stark lichtbrechende, weissliche, undurchsichtige Plättchen ähnliche Stücke. Diese Stücke bestehen, wie stärkere Vergrösserung lehrt, aus zahllosen Bacillus ähnlichen Microorganismen und unregelmässig ausgebildeten ziemlich grossen cystolithenähnlich aussehenden Stücken, welche in einem wasserhellen Schleim eingebettet sind. Einige Tropfen Salzsäure genügen, um diese weisslichen, wahrscheinlich aus Calciumcarbonat bestehenden amorphen Partikel unter starkem Aufbrausen verschwinden zu lassen. Kalkoxalatkrystalle, wie ich sie in grosser Zahl im Kelchparenchym der Blüthen beobachtete scheinen in diesen Kalkconcretionen zu fehlen. Weil nun aber angenommen werden muss, dass das Calciumcarbonat dieser Concretionen im Wasser-Residu des Kelchraumes zugleich mit Wasser (oder vielleicht auch mit dem Schleim) von den Kelchhydathoden in

gelöster Form ausgeschieden wurde, muss also vor dem Transport nach aussen eine Umsetzung des Oxalats in Carbonat innerhalb des Kelches statt gefunden haben.

Das frisch gesammelte Wasser einiger Wasserkelche von *Clerodendron Minahassae* wurde auf mein Ersuchen chemisch untersucht. Dr. Boorsma, Chef der pharmacologischen Abteilung des botanischen Gartens in Buitenzorg hatte die Güte, es zu untersuchen. Die mir schriftlich von Dr. Boorsma mitgeteilten Resultate lasse ich hier übersetzt wörtlich folgen:

„Das Filtrat reagirt deutlich alcalisch und zeigt eine „schwache Opalescenz. Nach Verdunstung bleiben 0,7 % feste „Stoffe zurück, welche nur eine Spur Asche enthalten. Diese „Asche besteht aus Kalium- und Calciumcarbonat. Andere „Basen oder Säuren konnten nicht gefunden werden. Aus dem „Aufbrausen, welche die Flüssigkeit nach dem Zusatz von „Säure zeigt, muss gefolgert werden, dass das Kaliumcarbonat „als solches ursprünglich anwesend ist, sodass hierdurch die „alcalische Reaction der Flüssigkeit einleuchtend wird. Was „die organischen Theile des Verdampfungsrestes betrifft, kann „nur mitgetheilt werden, dass dieselben nicht eiweissartiger „Natur sind, sondern eine Spur einer in erwärmtem Alcohol „löslichen reducirenden Substanz enthalten."

---

§ 2. Parmentiera cerifera Seem.

Dass die Kelche bei dieser Art auch Wasser enthalten, wurde von Prof. G. Kraus im Jahre 1894 zuerst an einer Pflanze im botanischen Garten zu Buitenzorg entdeckt. In dem Ergänzungsbande der Flora oder allgemeinen botanischen Zeitung p. 435—437 wurden von Kraus einige Notizen über diesen Fund publizirt. Diese kurzen Notizen tragen, wie der Autor selbst angiebt, nur einen vorläufigen Character, weil sie ja hauptsächlich bezwecken die Aufmerksamkeit künftiger Besucher des Buitenzorger Gartens auf diese Erscheinung zu lenken. Indessen enthalten diese Notizen viele interessante Beobachtungen.

Soweit ich dieselben Beobachtungen an der lebenden Pflanze nicht auch gemacht habe, werde ich dieselben mit den Zeichen „ " citiren.

Die nachfolgenden anatomischen Untersuchungen wurden an Alcoholmaterial gemacht, das von mir an derselben Pflanze im Buitenzorger Garten gesammelt ist, an welcher KRAUS seine Beobachtungen angestellt hatte. Ausserdem wurde von mir Lebendfärbung der Hydathoden ausgeführt.

Zur Zeit (Februar 1896) als ich das Material einsammelte, trug der baumartige Strauch alle Altersstadien von Blüthenknospen und Blüthen, sowie unreife Früchte. Die Blüthen sitzen zu mehreren kurz gestielt an dem alten Holze und zwar fast nur an den älteren entblätterten Aesten, aber auch vereinzelt an dem oberen Stammtheil. Weil aber die Zweigende ziemlich reich beblättert sind, sitzen die Blüthen wirklich wie KRAUS schon angiebt mehr oder weniger „*im Laube versteckt*". Hier haben wir also einen Gegensatz zu den Fällen, wo die Wasserkelche in terminalen Blüthenständen der Sonne exponirt sind, wie bei *Spathodea campanulata* und bei *Clerodendron Minahassae*.

Die Blüthen stecken in einem einseitig aufgeschlitzten Kelche, „zwischem dem und der Corolla zu geeigneter Zeit ein grosser heller Wassertropfen sitzt, der bald abtropft und verschwindet." Die Blüthenknospen, sowohl die älteren, wie die jungen (z. B. von 4 mm. Länge) sind zu jeder Zeit prall mit Wasser gefüllt.

Aus meinen Figuren 45, 46 und 50 geht die eigenthümliche Form der Blüthenknospe hervor. Bei sehr jungen Knospen hat dieselbe eine spindelförmige Gestalt und ist dabei aber schnabelförmig zugespitzt und augenscheinlich, aber in Wirklichkeit nicht, vollkommen geschlossen [1]). An 0,005 mm. dicken Mikrotomschnitten war letzteres an weniger als 5 mm. langen Knospen leicht zu sehen.

---

1) In ENGLER und PRANTL l. c. sind dieselben viel länger zugespitzt. Bei der in Buitenzorg cultivirten Pflanze war aber bei so grossen Knospen wie l. c. abgebildet die Spitze nie mehr schnabelförmig ausgezogen.

An Handschnitten täuscht man sich aber leicht und meint, wie auch Kraus l. c. 436 angiebt, es sei der Kelch von früh auf ein „völlig geschlossener Körper, an dem man nicht die geringste Zusammensetzung aus Blättern wahrnimmt." Es sind im Gegenteil sehr deutliche, unter einander sogar ganz frei bleibende Kelchzipfel vorhanden, und Bau und Anordnung sind höchst interessant. Eine nähere Betrachtung der Kelchspitze möge daher hier am Platze sein.

Betrachtet man eine auf einander folgende Serie von 5 μ dicken Querschnitten durch die Spitze eines ungefähr 8 mm. langen Kelches, so ergiebt sich, dass die scheinbar geschlossene, fast 1 mm. dicke schnabelförmige Spitze an keiner Stelle vollkommen geschlossen ist, sondern aus 5 ungleich grossen, dicken, kurzen Kelchzipfeln besteht, welche klappig mit den Rändern an einander schliessen. In Fig. 55 und 59 sind derartige Querschnitte abgebildet. In letzter Figur ist einer der untersten Schnitte abgebildet. In derselben ist nur noch ein Kelchzipfel zu sehen. Dieser untere Zipfel ist an der Spitze in die Breite gewachsen und ist in jeder Hinsicht mit einer der Treub'schen „Languettes" von *Spathodea campanulata* zu vergleichen.

Eine stärkere Vergrösserung der Berührungsflächen der Kelchzipfel lehrt (Fig. 58) besonders an etwas älteren Knospen, dass die einzelnen Zellen der Flächen durch starke faltenförmige, ungleich hohe, in älteren Knospen cuticularisirte Verdickungen einen zackigen Umriss erhalten und sich so in einander fügen, dass eine vollständige Verzahnung der Ränder eintritt, ganz ähnlich wie an den Zahnnähten der Schädelknochen. Und ähnlich wie ich es auch bei anderen Wasserkelchen gefunden habe. Durch diese Zahnnähte und dadurch, dass die Kelchzipfel nicht wie bei *Clerodendron Minahassae* gerade Ränder behalten haben, sondern durch ungleiches Wachsthum der Kelchröhre mehr oder weniger gedreht sind, ist ein noch festerer Verschluss hergestellt wie dort. Dieser Verschluss mag wohl darauf hinzudeuten sein, dass es für die Pflanze von hohem Gewicht ist, dem Wasser in der Knospe den Austritt zu erschweren.

Drückt man mit den Fingern auf solche junge Knospen, dann gelingt es nicht Wasser aus der Spitze herauszupressen. Gerade durch den Druck legen sich die Zahnnahtwände noch fester an einander, weil ja die Berührungsflächen der Kelchzipfel in Folge des ungleichen Wachsthums mehr oder weniger spiralig angeordnet sind, und ein seitlich gegen die unteren Theile der Kelchzipfel ausgeübter Druck auch sofort ein kräftigeres Aneinderdrücken der oberen Teile hervorbringt und somit den Verschluss der Knospe bedingt.

Es wird jetzt wohl kaum nötig sein auf das Gewicht folgender Bemerkung Raciborski's die Aufmerksamkeit zu lenken:

„Da wo es sich um genaue Ermittlung der Verschlussvorrichtungen der Blüthenknospen handelt, liefern uns die Handschnitte nur selten brauchbare Resultate; häufig führen sie uns irre. Durch Mikrotomschnitte kann man solche Übelstände vollständig vermeiden."

Nach dem oben Mitgetheilten wird es deutlich sein, warum in dem *nicht* medianen Längsschnitte Figur 58 nur ein Paar der Cuticularzahnnähte getroffen wurden.

Obwohl nun also der Verschluss sehr junger Knospen täuschend fest ist, sind die Kelchzipfel an fast geöffneten Knospen (Fig. 50) schon mit der Lupe zu sehen. Und ein auf den Kelch seitlich ausgeübter Druck lässt dann, wie man auch mit der Lupe schon sehen kann, Wasser zwischen den Zipfeln austreten.

An der Aussenseite ist der Kelch von Jugend an fast ganz nackt, nicht behaart und nur spärlich beschuppt. In den Figuren 62 und 65 sind derartige Schuppen abgebildet. Dieselben werden sehr früh angelegt. Wenigstens an kaum 8 mm. langen Knospen waren dieselben schon zum grossen Theile ohne plasmatischen Inhalt. Es sind also keine secernirende, sondern nur schützende Trichome. In dem Alcoholmaterial haben sich dieselben durch ihre strohgelbe Färbung schon mit der Lupe gegen den schwarz gefärbten Kelch ab.

Auf diese schwarze Farbe des Kelches werde ich unten noch näher eingehen.

Zunächst verdienen die bereits mit unbewaffnetem Auge als

schwarze Punkte sichtbaren Schüsselnectarien in der oberen Hälfte der Kelchaussenwand erwähnt zu werden. Der Bau derselben ist charakteristisch und phylogenetisch äusserst interessant. Bisher waren dieselben bei *Parmentiera* und bei *Crescentia*, wo ich sie auch fand (siehe hierunter) nicht bekannt. Aber bei einigen anderen *Bignoniaceae* waren sie bereits aufgefunden. Ich werde hier folgen lassen, was über diese Nectarien von Prof. K. Schumann in Engler und Prantl Th. IV, Abt. 3 *b* p. 195 gesagt wird: „Schüsselnectarien sind für einige Gattungen sehr charakteristisch, so z. B. besitzen sie nahezu alle Arten der Gattung *Adenocalymna* und in vielen Fällen wird man unter Zuhülfenahme anderer Merkmale daran die Gattung erkennen, doch sind auch einzelne Arten anderer Gattungen damit versehen, wie z. B. *Arrabidaea*. Sie finden sich dort besonders auf den Kelchen, aber auch auf den Bracteen und Bracteolen in der Form von kreisförmig umrissenen, schwarzgefärbten Vertiefungen. Den Blättern einzelner Gattungen fehlen sie ebenfalls nicht und erzeugen hier, bald von der Oberseite her, bald von der Unterseite durchscheinende Punkte. Die Anatomie weist den typischen Bau der Schüsseldrüsen auf: der vertiefte Hohlraum ist dicht gedrängt erfüllt von den senkrecht gestellten secernirenden Zellgruppen". (Schumann l. c.).

Zu dieser Nectarienbeschreibung, welche auch für *Parmentiera* und *Crescentia* gilt, mögen nun noch folgende an genannten Pflanzen angestellten Beobachtungen hinzugefügt werden.

Diese Nectarien sitzen bei beiden Pflanzen an der Blüthenknospe fast nur an der oberen Hälfte der Aussenseite und zwar bei *Parmentiera* in viel geringerer Zahl als bei *Crescentia*. Bei der letzteren Species mag die Zahl etwa 15 betragen. Sie sind ziemlich unregelmässig auf der Oberfläche vertheilt. Bei *Parmentiera* war die Farbe im Leben, soweit ich mich erinnere, kaum verschieden von der Kelchröhre, die im Leben schwarz-violett ist. Bei Alcoholmaterial sind beide schwarz. Bei *Crescentia* sind die lebenden Blüthenknospen aussen hell grün und in Alcohol fast schwarz. Im Leben sind die Nectarien aber nicht schwarz, sondern ins Graue spielend. Bei *Crescentia* wird bereits bei sehr jungen Knos-

pen z. B. bei solchen, welche kaum $\frac{1}{4}$ der vollkommenen Grösse erreicht haben, von den Schüsseldrüsen überflüssiger Saft ausgeschieden, was man leicht mit der Lupe sehen kann. Dieser Saft [1]) ist fast zweifellos Nectar und die Schüsseldrüsen von *Crescentia* und *Parmentiera* extranuptiale Nectarien. Bei erstgenannter Pflanze stehen diese Nectarien, wie ich mich durch Beobachtung überzeugte mit Myrmecophilie in Verband, insofern als dieselben sehr fleissig von einer schwarzen Ameisenart besucht werden. Diese Ameisen legen so viel Werth auf diesen Nectarsaft, dass sie sich kaum von mir verscheuchen liessen und dennoch, als ich sie endlich von einer Knospe verjagt hatte, nachher sofort dorthin zurückliefen. Obwohl nun die Sicherheit, dass der ausgeschiedene Saft Zucker enthält, allerdings erst später von mir gegeben werden kann, so ist jedenfalls die Wahrscheinlichkeit auf Grund dieser Wahrnehmungen und des anatomischen Baues sehr gross. In wiefern die Pflanzen in ihrer Heimath Vorteil aus diesem Ameisenbesuch ziehen, muss, solange noch keine Experimente vorliegen, dahingestellt bleiben. In Java sind beide Pflanzen aus dem tropischen Amerika eingeführt und keine von beiden dort verwildert. *Parmentiera* wächst, soweit mir bekannt, nur im botanischen Garten, während *Crescentia* besonders im mittleren und südlichen Theile ein nicht selten cultivirtes Bäumchen ist.

Schimper hat zuerst gezeigt, was Belt und Delpino behauptet, aber keineswegs experimentell bewiesen haben, nämlich, dass die extranuptialen Nectarien Lockmittel für Ameisen darstellen, und er hat auf Grund eigener Beobachtungen ihre grosse Verbreitung im tropischen und subtropischen Amerika nachgewiesen.

Die bereits von Belt und Delpino angenommene Bedeutung d. h. Schutz der Pflanzen gegen schädliche Tiere hat ebenfalls durch Schimper's Untersuchungen besonders an *Cecropia* und *Acacia acrocephala* in hohem Masse an Wahrscheinlichkeit zugenommen. Nachher gelang es Burck in Buitenzorg durch Versuche

---

1) Nach Rückkehr in Buitenzorg hoffe ich diese Lücken am lebenden Materiale auszufüllen.

ebenfalls für einzelne Pflanzen des malayischen Archipels in schlagender Weise diese Bedeutung zu zeigen.

In meinen Figuren 45—47, 49*a*, 49*b* und 50 sind einige Schüsselnectarien von *Parmentiera* in natürlicher Grösse und schwach vergrössert abgebildet. In Fig. 61, 63 und 64 findet man Längsschnitte derselben bei stärkerer Vergrösserung.

Es sei hier erwähnt, dass alles, was jetzt in diesen Paragraphen folgt, ausschliesslich *Parmentiera* gilt. *Crescentia* wird nachher besonders behandelt werden.

Die Schüsselnectarien zeigen, wie aus der Vergleichung der Figuren 84 und 86 treffend hervorgeht, eine auffallende Uebereinstimmung mit den Corollatrichomen. Sie bestehen aus einer ungeheuer grossen Stielzelle und etwa 500 dünn cylindrischen, schlauchartigen Köpfchenzellen. Letztere strotzen von Protoplasma und besitzen je einen chromatinreichen, meist rundlichen Zellkern. Die Stielzelle ist relativ nicht reich an Plasma, besitzt dagegen einen Zellkern, dessen Durchmesser 7 mal länger ist, wie der eines Köpfchenzellenkernes, und der Nucleolus ist allein fast so gross wie der ganze Kern dieser Köpfchenzellen. Die grosse Stielzelle enthält ausserhalb des Plasmas und des Kernes, welche zusammen relativ wenig Platz einnehmen, fast nur Zellsaft. Durch eine vergleichende Betrachtung des Alcoholmaterials bekommt man den Eindruck, dass diese Stielzelle der Centralsammelplatz des auszuscheidenden Saftes ist. Die Ausscheidung erfolgt nun von den langgestreckten Köpfchenzellen. In letzteren fand ich nebst reichlichem Plasma und 3 μ grossem Zellkern stets ziemlich grosse Vakuolen. Einige Zellschichten, welche sich unmittelbar unter der Stielzelle befinden, zeichnen sich vor den übrigen Zellen des Kelches durch besondere Kleinheit aus. Die Form derselben ist aber auch eine polyëdrische. Der Plasmagehalt in diesen Zellschichten ist etwas grösser, als der der übrigen umgebenden Zellen. In den meisten Schnitten fand ich unterhalb dieser nicht scharf begrenzten kleinzelligen Schicht Gefässbündelendigungen.

Die cylindrischen Köpfchenzellen des Nectariums stehen mit ihren Grundflächen senkrecht auf der ganzen runden Oberfläche

der Stielzelle dicht gedrängt, ohne Intercellularräume. Diese obere Wand der Stielzelle, also die Berührungsfläche zwischen der Sammelzelle und den Secretionszellen, wenn ich erstere so nennen darf, zeigt sich nicht cuticularisirt. Ganz anders verhält es sich mit einem schmalen Streifen der Stielzelle unmittelbar am Fuss derselben. Auf derselben mündet keine einzige der cylindrischen Köpfchenzellen. Es zeigt dieser bandförmige Ring nach Behandlung mit Chlorzinkjod eine dunkelbraune Färbung, während die ganze übrige Oberfläche violett ist. Obwohl nun dieser Ring sich von dem übrigen Theile der Stielzellenwand schon durch seine chemische Zusammensetzung, scharf abhebt, so ist dieses durch seine aussergewöhnliche Dicke in noch höherem Masse der Fall. Zweifellos wird durch diesen starken besonderen Bau mechanischen Principien nachgestrebt und letztere in ausgezeichneter Weise erfüllt. Dieser verdickte Ring hat nämlich nicht allein das grosse Gewicht der circa 500 mit Plasma und Zellsaft gefüllten Köpfchenzellen ganz zu tragen, sondern muss auch bei zunehmendem Turgor im Kelchparenchym dem seitlich starken Drucke widerstehen, weil sonst unzeitige Ausscheidung des Wassers verursacht und der Zugang zum Secretionsapparate eingeengt wird. Was nun noch an diesem Nectarium sehr merkwürdig ist, ist dieses, dass die Ausscheidung des Nectars quer durch eine *geschlossene*, sich nicht abhebende und *nicht zerreissende*, ziemlich *dicke*, *ganz cuticularisirte* Membran, an welcher ich selbst mit Immersion N° I Hartnack weder stark verdünnte, noch perforirte Stellen bemerken konnte, geschieht. Diese Cuticularmembran hüllt also alle die Köpfchenzellen zusammen ein. Dieses cuticularisirte Gebilde umhüllt aber nicht die secernirenden Köpfchenzellen, wie bei den Hydathoden von *Clerodendron Minahassae*, sondern es schliesst diese Membran während der Secretion ziemlich eng an, und die Wände der Köpfchenzellen sind im oberen Theil sogar auch cutinisirt. Behandelt man Längsschnitte der Nectarien mit concentrirter Schwefelsäure, so bleibt die ganze Zellwand des grossen complicirten Secretionsapparates, so weit sie an die Atmosphäre grenzt, ganz erhalten, aber die

ganze Stielzellenwand wird mit Ausnahme des Cuticularinges vollkommen zerstört. Dasselbe gilt auch von den unterhalb der Stielzelle liegenden kleinen, sowie den übrigen Kelchparenchym und Epidermiszellen mit Ausnahme der zarten epidermalen Cuticula. Innerhalb des derartig behandelten Nectariums hängen dann an der Innenseite der Oberwand zahlreiche, nach unten zu dünner werdende, fetzenartige Streifen, deren Länge ungefähr der halben Länge der cylindrischen Köpfchenzellen entspricht und unten an dem stark verdickten Ring der mächtigen Stielzelle sieht man dann als zartes Band die epidermale Cuticula befestigt. Bei der Betrachtung eines so behandelten Schnittes fällt dann noch besonders auf, wie viel dicker und kräftiger die Cuticula des secernirenden Nectariums, als diejenige der Epidermis ist, während man ja das Gegentheil erwarten sollte.

Dieses erscheint mir wichtig, weil soweit meine Beobachtungen reichen, die Cuticula während der Secretion erhalten bleibt, und wir hier wieder ein Beispiel haben, wie flüssiges Wasser quer durch ziemlich dicke, cuticularisirte Membranen ausgeschieden werden kann. Die Cuticula, durch welche die Nectarsecretion erfolgt, zeigt aber bei Untersuchung mit Immersion *tüpfelartig verdünnte*, aber nicht porenartig perforirte Stellen, während alle übrigen cuticularisirten Wände des Schüsselnectariums keine derartig verdünnte Stellen aufweisen. Dieselben befinden sich also nur dort, wo die Membran den Nectar durchlassen muss.

Weil diese aussen geschlossenen Cuticulartüpfelkanäle bei *Parmentiera* nur wenig abweichen (nämlich etwas breiter und weniger zahlreich) von denjenigen in der das Schüsselnectarium von *Crescentia* oben bedeckenden Cuticula, und weil ich von letzterer schönere Präparate erhalten hatte, habe ich mich bei der Abbildung derselben auf *Crescentia* beschränkt. Ich will hier nur bemerken, dass die letzteren nach einem kaum 0,002 mm. dicken Mikrotomschnitt gemacht sind.

Es möge hier bemerkt werden, dass durch diese sehr dicke tüpfelartig verdünnte Membran der complicirte zarte Secretionsapparat einerseits gegen die Ameisen, welche sich den

Nectar holen und gegen die tropische Sonne, ausgezeichnet geschützt ist, andererseits auch andere mechanische Anforderungen erfüllt, (z. B. die starke Oberflächenspannung infolge des oben verbreiterten Nectariumbaues) und zugleich jederzeit durch die conischen Tüpfelkanäle die Diffusion erleichtert ohne dadurch den anderen mechanischen Anforderungen der genannten Cuticula erheblich zu schaden.

Es muss hier noch erwähnt werden, dass das Cytoplasma der Stielzelle sich in einer eigenthümlichen Weise im Alcohol contrahirt, nämlich so, dass durch die obere Plasmawand die Stielzelle scheinbar in zwei Theile geteilt wird, wie dies in den Figuren 63 und 65 zu sehen ist. Der Zellkern liegt dann stets in dem oberen Theil. Es deutet dies wohl darauf hin, dass die intercellularen Plasmaverbindungen des Stielzellenprotoplasmas an der oberen Seite weniger widerstandsfähig sind und weniger zahlreich, wie diejenigen der Unterseite.

In den von mir untersuchten Nectarien (auf Blüthenknospen, aber bereits reichlich secernirenden) lag der Zellkern in der Stielzelle stets in dem protoplasmatischen Wandbelag an dem oberen Theile, also am meisten in der Nähe der secernirenden Köpfchenzellen. In diesem relativ mächtigen Zellkern zieht die auffallende Grösse des nur in Einzahl vorkommenden Nucleolus die Aufmerksamkeit auf sich. Ohne Tinction war der Nucleolus und die Kernwand schon bei nur wenig starken Vergrösserungen deutlich zu sehen. Das Kerngerüst zeigte sich dann nur in einzelnen, sehr dünnen, schwach lichtbrechenden in einander verschlungenen Fäden, während der übrige Theil nur aus Zellsaft zu bestehen schien. Nach Tinction mit Fuchsin-Jodgrün waren in dem stark tingirten Nucleolus des abgebildeten Zellkernes einige grosse Vakuolen sichtbar, während das fadige Kerngerüst kaum deutlicher sichtbar geworden und sich also als sehr chromatinarm erwies.

Das Kerngerüst der secernirenden Köpfchenzellen zeigte sich in demselben mit Fuchsin-Jodgrün gefärbten Schnitte stets reich an Chromatin.

Wir gehen jetzt über zur Betrachtung der Innenwand des

Kelches; nachher zur Corolla und zu den Geschlechtsorganen.

Macht man Längsschnitte durch junge, mit Wasser gefüllte Blüthenknospen (Fig. 51—53) dann zeigt es sich zunächst, dass die Corolla mit Geschlechtstheilen beim Wachsthum des Kelches zurückgeblieben ist, und in solchen jungen Knospen, wie sie in Fig. 51 und 52 abgebildet sind, noch nicht die Hälfte des Kelchtubus haben, während dieselben in einer etwas älteren Knospe (Fig. 53) ungefähr drei viertel der Kelchlänge erreicht haben. Das Zurückbleiben im Wachsthum ist beim Gynaeceum am auffallendsten. Das Androcceum zeigt eine relativ schnelle Entwickelung. Die Zipfel der Blüthenkrone, welche in nicht zu jungen Blüthenknospen, z. B. in Fig. 53, oben wiederholt gefaltet und ausserdem gedreht sind, legen sich derartig auf einander, dass durch dieselben mit der kurzen Kronröhre eine mehr oder weniger geschlossene Düte hergestellt wird. Wir finden daher in derartigen Blüthenknospen innerhalb des sackartig geschlossenen Kelches eine wiederum geschlossene Röhre, welch letztere die Stamina und das Gynaeceum umgiebt. Nun schliesst die dütenartige Corolla nicht eng an die Kelchröhre an, sondern ist von derselben durch eine Wasserschicht getrennt. Folglich entwickeln sich hier die Geschlechtstheile in einem ganz aussergewöhnlich gut gegen äussere Einflüsse geschützten Raume.

Eine Betrachtung derartiger Schnitte lehrt bei etwas stärkerer Vergrösserung Folgendes.

In einer Knospe wie Fig. 51 ist die *ganze Innenwand des Kelches* vom Grunde der Röhre bis zur Spitze (des Innenwandraumes) so dicht bedeckt mit vielzelligen, plasmareichen Köpfchenhaaren, dass dieselben an einigen Stellen mit dem kissenförmigen oberen Theile nicht selten eng gegen einander anliegen und sogar einander halb verdecken, wie es Fig. 68 zeigt.

Weil nun diese Trichome bereits ausgebildet sind in einer Zeit, in welcher die übrigen innerhalb des Kelches sich befindenden Blüthentheile noch sehr klein sind, und weil der Verschluss der Epidermis der Kelchinnenwand überall ein vollkommener ist und Spaltöffnungen resp. Wasserspalten auf derselben ganz

fehlen, wird man gezwungen die reichliche Wasserausscheidung innerhalb des Kelches mit grosser Wahrscheinlichkeit diesen Trichomen zuzuschreiben. Besonders auch auf Grund der Analogie mit den anderen von mir untersuchten Fällen bei Pflanzen aus anderen Verwandschaftskreisen und auf Grund der Lebendfärbung, sowie des Plasmareichthums dieser Trichome, scheint es mir erlaubt dieselben als Hydathoden zu bezeichnen.

In derartigen jungen Knospen fängt die Aussenwand bald an derartig gebaute Trichome zu bilden. Dieselben sind aber noch ganz unentwickelt zur Zeit, wo die Kelchinnenwandtrichome ganz fertig sind. Die meisten zeigen sich demnach als halbkugelige, über die Epidermis hervorragende Gebilde (Fig. 82), welche ebenso wie die Kelchhydathoden und die Kelchschuppen aus einer einzigen Epidermiszelle ihren Ursprung nehmen.

An etwas älteren Knospen (Fig. 53) sind nun viele der Corollatrichome, welche ich aus gleichen Gründen wie oben auch als Hydathoden betrachte, bereits ganz entwickelt (Fig. 54, 84 und 86), während eine Anzahl derselben erst eben angelegt sind.

Die Vertheilung dieser Corollatrichome ist sehr eigenthümlich. Man findet dieselben fast auf der ganzen äusseren Oberfläche ziemlich gleichmässig vertheilt. An der unteren Seite fehlen aber diese Trichome vollständig in einem Gürtel, welcher bei ausgewachsenen Knospen einige Millimeter breit ist. Dagegen findet man diese Trichome an der Krohnen-innenseite *nur* auf der Stelle, wo dieselben an der Aussenseite fehlen. Sonst fehlen sie der Krohne auf der Innenseite ganz.

Weder auf dem Gynaeceum, noch auf dem Andraeceum sind Trichombildungen vorhanden.

Bei Lebendfärbung mit Methylviolett zeigten sich die Epidermiszellen ungefärbt, und die meisten, aber nicht alle Trichomhydathoden, mehr oder weniger dunkelviolett. Eigenthümlich war, dass einige der Hydathoden ganz ungefärbt geblieben waren, und dass überhaupt die Intensivität der Färbung viel geringer war wie bei einigen anderen Wasserkelchen z. B.

Heterophragma adenophyllum DC., wo ich auch Lebendfärbung in derselben Weise ausführte. Der Grund für das erschwerte Eindringen des Farbstoffes bei den *Parmentiera*-Hydathoden liegt vielleicht in der Schleimausscheidung, welche, wie nachher unten hervorgehoben werden wird, hier relativ reich ist. Infolge dieses Schleimes, welcher beim vorherigen Austrocknen vor der Färbung auch an der Oberfläche der Hydathoden gehaftet haben mag, findet nun einerseits der beim Experiment erstrebte Wasserverlust, und andererseits auch das Eindringen der Farbstofflösung schwieriger statt, wie z.B. bei der anderen genannten Pflanze, wo die Hydathoden nach der Lebendfärbung alle ohne Ausnahme intensiv dunkelblau gefärbt sind, bei ganz farblos gebliebener Epidermis. Neue Versuche sind aber nothwendig, um für diese ungleiche Färbung Sicherheit zu geben.

Ausgebildete Hydathoden sind etwa 60 μ und die der Krohne 115 μ lang. Beide bestehen aus einem fast immer einzelligen Stiele und einer grossen Zahl Köpfchenzellen, welche zu einem kissenartigen Gebilde angeordnet sind. Beide sind ferner ganz nach demselben Typus gebaut wie die Schuppen und die Nectarien auf der Kelchaussenwand. Im Inhalte und in der Function sind diese Trichome aber sehr verschieden. Während die Stielzelle bei den Schuppen und den Kelchhydathoden nicht auffallend gross wird, ist sie bei den Corollahydathoden sehr gross und bei den Nectarien, wie wir oben gesehen haben, ganz aussergewöhnlich gross. Und während bei den Schuppen der protoplasmatische Inhalt sammt den Kernen sehr bald nach ihrer Ausbildung ganz verschwindet, enthalten die Köpfchenzellen der Kelch- und Corollahydathoden, sowie die der Nectarien noch lange nach der Zeit ihrer Ausbildung sehr viel Cytoplasma. Ausserdem enthalten die ausgebildeten Trichome der drei letzten Categorien in den Köpfchenzellen mehr oder weniger grosse Vakuolen und je einen relativ grossen Zellkern mit grossem Nucleolus, während bei den ausgebildeten Kelchschuppen beide ganz fehlen. Auch in der Form und Zahl der Köpfchenzellen weisen, wie die Figuren 64, 65, 76 und 84 zeigen, diese vier Trichombildungen Unterschiede auf.

Die Zahl der Köpfchenzellen beträgt bei den Kelchschuppen ± 15, bei den Kelchhydathoden 20—25, bei den Corollahydathoden 200 und bei einem Nectarium sogar ± 400—500. Bei den Nectarien, den Corolla- und Kelchhydathoden sind die Köpfchenzellen mehr oder weniger schlauchförmig, weshalb ich sie zuweilen auch mit dem Namen Schlauchzellen bezeichnet habe. Dieses aber durchaus nicht zu dem Zwecke einen neuen Terminus einzuführen, denn der von HABERLANDT in seinen Hydathodenabhandlungen gebrauchte Ausdruck Köpfchenzellen ist durchaus genügend.

Speciell muss hier die Aufmerksamkeit auf die Lage der Zellkerne in den secernirenden Köpfchenzellen und in der Epidermis gerichtet werden. Dieselben liegen sowohl bei den Kelch- und Corollahydathoden, als auch bei den Nectarien und in der Epidermis mehr oder weniger in der Mitte der Zellen, und zwar ist die constante Lage in den Corollahydathoden-Köpfchenzellen (Fig. 84, 86) und in der Corolla-epidermis ganz auffallend, denn dieselben liegen so orientirt, dass sie zusammen fast den Eindruck einer Perlschnurkette hervorrufen. Die Form der Kerne dieser Köpfchenzellen war in allen von mir untersuchten Blüthenknospen, also während der Secretionsthätigkeit, eine mehr oder weniger abgeflacht kugelige oder eine parallelopipedische. Letztere Form war mehr vertreten in den Hydathoden und Epidermiszellen der Corolle, erstere Form mehr in den Hydathoden und Nectarien des Kelches. In den Köpfchen- und Epidermiszellen der Corolle ist rings um den Zellkern eine Anhäufung des Cytoplasmas, während oberhalb und unterhalb desselben je eine oder mehrere grosse Vakuolen liegen. Die Plasmafäden, welche von dem Kerne ausgehen und denselben mit dem Wandplasma verbinden, fangen bei den abgeflachten Zellkernen vorzugsweise an den Ecken derselben an.

Die Grösse der Nucleolen in den Köpfchenzellen ist besonders auffallend in den Corollahydathoden und in der Stielzelle von allen den drei secernirenden Trichomarten, wie ja auch die Grösse des Zellkernes dieser Stielzellen, sogar bei längst fertig

ausgebildeten Hydathoden und Nectarien im Vergleiche zu den Kernen der übrigen Zellen ja überhaupt aussergewöhnlich ist. Allerdings ist ja die Grösse dieser Stielzellenkerne im Verhältniss zur Grösse der Stielzelle selbst nicht so besonders enorm, aber dieses nimmt nach meiner Meinung nicht hinweg, dass diese von mir constatirte Grösse der Kerne im Allgemeinen und der Nucleolen im Besondern eine neue Stütze geben für die bekannte Auffassung von Prof. STRASBURGER betreffs der physiologischen Rolle des Nucleolus. Wie erheblich der Grössenunterschied ist zwischen den Zellkernen der palissaden- oder schlauchförmigen Köpfchenzellen mag ja daraus daraus hervorgehen, dass letztere nach meinen Messungen eine *fast* 50-*fach grössere Oberfläche* und einen *fast* 350-*fach grösseren Inhalt* hat wie erstere, während diese merkwürdigen Zellenverhältnisse bei *Crescentia*-Nectarien ungefähr dieselben sind.

Die Lage der Zellkerne in der Stielzelle scheint nicht so constant zu sein wie bei den secernirenden Köpfchenzellen, aber insofern war auch hier eine Neigung zur selben Lage bemerkbar, indem ich den Zellkern dort entweder der oberen oder der unteren Wand angeschmiegt, im plasmatischen Wandbelag fand und zwar häufig, entweder der Stelle des Eintritts oder Austrittes der Secretionsflüssigkeit am nächsten.

Merkwürdig ist die Cuticularisirung der Hydathoden, auf welche wir jetzt etwas näher eingehen werden.

Lässt man auf einen dicken Längsschnitt (Alcoholmaterial) einer Blüthenknospe conc. Schwefelsäure einwirken, dann wird die schwarze Farbe der Protoplasten, Zellkerne und Membranen sofort vernichtet, um einem gelben Farbenton Platz zu machen. Die pechschwarze Färbung der Nucleolen verschwindet ebenfalls ganz. Zugleich werden alle Zellwände des Kelches und der Corolla sofort zerstört mit Ausnahme der zarten epidermalen Cuticula beider, sowie mit Ausnahme der Schuppen, Schüsselnectarien-Hydathoden und Spiralgefässe. Alle die genannten Trichombildungen behalten trotz stundenlanger Einwirkung der concentrirten Schwefeläure ihre Form, und eine Untersuchung mit starker

Vergrösserung zeigt deutlich, dass die *Aussenwand* der Stielzelle und der Köpfchenzellen bei allen diesen Trichomen *vollständig erhalten geblieben* sind. Die *Innenwände* der Hydathoden sind aber vollständig zerstört. Mit den Nectarien ist dieses nur zum Teil der Fall. Hier werden alle Innenwände zerstört mit Ausnahme der oberen Hälfte der Längswände der palissadenförmigen Köpfchenzellen (siehe oben). Bei dieser Schwefelsäurebehandlung lösen sich die Kelch- und Corollahydathoden nicht selten, selbst bei dem leisesten Drucke auf das Deckglas, von der epidermalen Cuticula los, und man erhält Bilder von den Hydathoden, welche auffallend an diejenigen von *Clerodendron Minahassae* erinnern, nämlich ein äusserst schweinsblasenähnliches Gebilde, dessen homogen erscheinende, weder Tüpfel noch Poren aufweisende Wand so zart ist, dass es Mühe kostet dieselbe ungefärbt in der Beobachtungsflüssigkeit z. B. Schwefelsäure oder Wasser bei 200—300-facher Vergrösserung zu sehen. Dadurch aber, dass der stark verdickte Ring der Stielzelle, welcher, wenn ich mich so ausdrücken darf, den offenen Hals dieser Schweinsblase bildet, durch sein stark lichtbrechendes Vermögen und durch seine gelbliche Färbung sehr auffällt, findet man im Beobachtungstropfen die Stelle, wo sich die losgelösten Trichomhydathoden befinden, sehr leicht auf. Für eine genauere Untersuchung der zarten Blase empfiehlt es sich die mit Schwefelsäure behandelten Schnitte mit Wasser vollständig auszuwaschen und mit einer wässrigen Lösung von Safranin oder Bismarckbraun zu färben. Im ersteren Falle färbt sich die zarte Blase, also die erhalten gebliebene Aussenwand der Hydathodenköpfchenzellen, schwach aber deutlich kirschroth, und der Hals der Blase, also der verdickte Ring der Stielzelle, dunkelkirschroth. Bei der Färbung sieht man, wie zuerst dieser verdickte Ring bereits schön roth ist, wenn die Blase noch keine Färbung angenommen hat. Nach wenigen Secunden färbt sich dann aber auch die Blase. Bei der Bismarckbrauntinction ist selbstverständlich der Ring sehr dunkelbraun, und die Blase heller braun.

In den Figuren 80 und 81 sind auf diese Weise behandelte Kelchhydathoden abgebildet. Von den Corollahydatho-

den bekommt man genau ein derartiges Bild, nur grösser.

Mit Chlorzinkjod nehmen alle diese den concentrirten Schwefelsäure widerstehenden Membranen, also auch die schweinsblasenähnlichen Hüllen, in welchen die secernirenden Köpfchenzellen der Hydathoden eingeschlossen sind, sowie der Stielring, stets eine deutliche gelbe, aber nie eine blaue Farbe an. Diese gelbe Farbe spielt bei dem verdikten Stielring der Hydathoden und der Nectarien ins bräunliche, bei letzteren ist dieselbe nicht selten dunkelgelbbraun. Diejenigen Membranen, welche bei der Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure stets zerstört werden, z. B. die Innenwände der Hydathodenköpfchenzellen, die obere und untere Wand der Stielzelle, der grösste (innere) Theil der Epidermisaussenwand, färbten sich in der Chlorzinkjodlösung violett.

Lässt man nun die Schnitte, z. B. durch die Corolla einer Knospe, mehrere Tage in Eau de Javelle liegen und behandelt sie dann mit concentrirter Schwefelsäure, so zeigt sich insofern ein Unterschied zwischen dem Resultat ohne vorherige Behandlung mit Eau de Javelle, dass jetzt auch das Cuticularhäutchen der Epidermis sehr bald vernichtet wird. Aber auch bei dieser Behandlung waren die schweinsblasenähnlichen Hüllen trotz ihrer grossen Zartheit *vollständig unversehrt* geblieben.

Es geht nun aus diesen Versuchen Folgendes hervor. Die Hydathoden und Nectarienaussenwände sind cuticularisirt, und die Secretionsflüssigkeit muss also in beiden Fällen um nach aussen zu treten durch die vollkommen geschlossene *cuticularisirte Membran* hindurch diffundiren, denn in der Cuticula wurden weder Poren, noch nicht-cuticularisirte Stellen angetroffen, und Abstossung der Cuticularhülle, wie dieselbe nach der Literatur z. B. bei verschiedenen Oel secernirenden Trichomen und sogar auch bei einigen Hydathoden bekannt ist, findet soweit meine Beobachtungen reichen, während der Secretion bei Parmentiera-Hydathoden nicht statt.

Diese Cuticularblase ist aber bei den Hydathoden, wie gesagt, äusserst zart; bei ausgewachsenen, secernirenden Corollahydathoden, welche einer Behandlung mit Eau de Javelle und con-

centrirter Schwefelsäure unterworfen waren, zeigte sich dieselbe nur $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{4}$ μ dick Die durch *Tüpfelkanäle* verdünnten Stellen der Cuticula, durch welche der Nectar der Schüsselnectarien hindurch diffundiren muss, sind aber viel dicker und trotzdem zeigt sich auch diese Cuticula für Wasser (zuckerhaltiges) durchlässig.

Auf diesen interessanten Punkt werde ich in den allgemeinen Betrachtungen am Schlusse dieser Abhandlung zurückkommen. Drei andere Punkte fordern jetzt noch eine kurze Besprechung, nämlich erstens einige anatomische Eigenthümlichkeiten im Bau von Corolla und Kelch, welche sehr an die vieler Wasserpflanzen erinnern und welche auch gewissermassen als Anpassungen an eine derartige Lebensweise aufgefasst werden konnen [1]); zweitens das Vorkommen eines Pilzes im Wasser innerhalb der Wasserkelche, ähnlich dem Vorkommen der Bacterien in den Wasserkelchen bei *Clerodendron Minahassae* und *Spathodea campanulata;* drittens die Zusammensetzung des vom Kelche umschlossenen Wassers.

In Figur 87 habe ich versucht die eigenthümliche, in Chlorzinkjod stark quellende, Aussenwand der Corollaepidermis abzubilden und damit der grosse Unterschied zwischen den übrigen Membranen deutlich hervortreten sollte, habe ich einige Epidermis- und Parenchymzellen der Corolla, sowie einen Theil der Antherenwand hinzugefügt. In dieser nicht colorirten Figur fällt diese Eigenthümlichkeit der Corollaepidermis-aussenwand nicht so sehr auf, wie in meinen Präparaten, welche ich in folgender Weise erhalten habe. Nach vielstündigem Liegen in Chlorzinkjod wurde mit Wasser ausgewaschen, dann die Schnitte einige Stunden in sehr verdünnte wässrige Safraninlösung gelegt, dann wieder mit Wasser ausgewaschen und nun einige Minuten mit starker wässriger Anilinblaulösung tingirt. Es zeigten sich jetzt die Membranen alle schwach rosa gefärbt, und zwar die *quellungsfähigen* sehr stark gequollen und das Cytoplasma und die Zell-

---

1) Hierauf wurde ich von Prof. SCHIMPER aufmerksam gemacht, der die Verschleimung der Corollamembrän zuerst beobachtete.

kerne dunkelblau. An derartig behandelten Schnitten fielen dann die beiden Aussenwände der Corolla, und zum Theil auch die Aussenwand der Innenkelchwand, sowie die Filamente (aber nicht die der Antheren) ganz besonders auf und zwar durch ihr eigenthümliches, gelatineuses, durchsichtiges Äussere, durch die stattgefundene starke Quellung und durch die schöne, gleichmässige, blassrosa Farbe. Zu gleicher Zeit machte sich eine äusserst zarte Schleimschicht, welche höchst wahrscheinlich durch diese Membran ausgeschieden war, deutlicher bemerkbar als an nicht tingirten Schnitten. Es waren nämlich an dieser klebrigen Schleimschicht zahlreiche Körnchen haften geblieben. Dasselbe war, aber in geringerem Grade auch bei der zarten Schleimschicht auf der Kelchinnenwand der Fall.

Obwohl nun eine äusserst zarte Schleimschicht nicht selten auch auf der oberen secernirenden Fläche der Hydathoden von mir wahrgenommen wurde, und obwohl ich nicht beweisen kann, dass die Schleimausscheidung ausschliesslich durch diese Aussenwand der Corolla, Kelchinnenwand und Filamente stattfindet, so scheint mir jedoch eine derartige Arbeitstheilung, in welcher die letztgenannten Zellen den Schleim ausscheiden und die Hydathoden das Wasser, sehr wahrscheinlich. Und es wäre dann die Schleimausscheidung aufzufassen als eine Erscheinung, welche durch die reichliche Wassersecretion der Hydathoden nothwendig geworden ist. Wir hätten also hier die Schleimausscheidung der Epidermis als ein Schutzmittel zu betrachten gegen das in die Epidermis eindringende, ausgeschiedene Hydathodenwasser, also *eine Anpassung dieser Blüthentheile an das Leben im Wasser.* Diese Anpassung, Schleimausscheidung nämlich, ist von Prof. Goebel zuerst bei zahlreichen Wasserpflanzen und bei einigen in sehr feuchten Gegenden wachsenden Landpflanzen z. B. einigen Lebermoosen, beobachtet worden.

Was die Art des Schleim-Schutzes betrifft, sei es mir gestattet die verschiedenen Ansichten von Goebel [1]), Haberlandt und Stahl mitzutheilen, meine eigene Ansicht hinzuzufügen

---

1) l. c. II, p. 235.

und einige aus Goebels Pflanzenbiologischen Schilderungen entnommene Wahrnehmungen über Schleimausscheidung als „Schutz gegen Wasser" vorauszuschicken. „Dass die submersen Organe nur eine dünne Cuticula haben, bedarf kaum der Erwähnung. An ihre Stelle tritt gewissermassen eine andere Bildung, die sich bei vielen Wasserpflanzen findet, bisher aber sehr wenig beachtet ist, nämlich die Schleimbildung derselben, wobei der Schleim als Überzug auf den jungen Theilen auftritt. Einen Fall stellt *Brasenia peltata* dar. Die Blätter sind Schwimmblätter und bilden den Schleim nur auf der unteren, mit dem Wasser in Berührung befindlichen Seite derselben. Bei Blatt- und Blüthenstielen übertrifft er oft weit die Dicke derselben."

Der Schleim wird hier nach Goebel von Haaren gebildet. Ebenso wird der Schleim nach Goebel bei *Colomba*, *Limnanthemum*, *Victoria regia* und anderen Wasser- und Sumpfflanzen von Haaren ausgeschieden, die den älteren Theilen fehlen, während bei diesen älteren Theilen die Aussenwand der Epidermis wieder dicker ist. „Bei Meeresalgen ist die Schleimbildung am Thallus geradezu Regel. Bei sehr vielen Süsswasseralgen ist sie sehr allgemein." .... „*Anomaclada*, ein südamerikanisches Lebermoos sondert so viel Schleim ab, dass sie, wie Spruce sagt, aussieht, als ob sie mit einem Pinsel reichlich mit Gummi arabicum überstrichen worden wäre.... Es handelt sich bei der ausgiebigen Schleimbildung von *Anomaclada* nur um eine Steigerung eines bei Lebermoosen weit verbreiteten Verhältnisses. Der Vegetationspunkt, vielleicht aller Lebermoose, ist mit Schleim bedeckt, ebenso vielfach die Geschlechtsorgane; ohne Zweifel kommt dem Schleim eine schützende Function zu, auf deren Bedeutung bei Besprechung der Wasserpflanzen näher einzugehen sein wird. Auch bei Farnen kommt eine ähnliche Schleimbildung wie bei *Anomaclada* vor. Ich (Goebel) fand solche in auffallender Weise bei einem, in einer feuchten Waldschlucht auf Java wachsenden Farn, *Nephrodium stipellatum Hook.* Die jungen Blätter sind hier mit einer 2—3 mm. dicken Schleimschicht von gallertartiger Consistenz völlig überzogen, die offenbar dieselbe Function hat wie der Schleimüberzug von

Anomaclada." .... „Weniger leicht ist es die Art des (Schleim-) Schutzes genauer zu präcisiren. — Bei einigen Lebermoosen glaubte man denselben *in Verhütung gegen Austrocknen* suchen zu müssen. Dieses dürfte auch in Betracht kommen. Aber die Vergleichung mit den Wasserpflanzen zeigt ausserdem offenbar auch das Gegentheil, nämlich dass *der Schutz gegen das Wasser* beabsichtigt wird, wenn dieser Ausdruck gestattet ist. Darauf weist auch hin, dass die im Boden befindlichen und dort mit Wasser in Berührung tretenden Wurzelhaare der Landpflanzen gleichfalls eine solche Schleimhülle besitzen."

Stahl [1]) fasst die *Schleim-* und *Gallertbildung* der Wasserpflanzen als Schutzmittel gegen Thierfrass auf. Als solches können sie aber nach Goebel und Haberlandt nur als secundär in Betracht kommen.

Raciborski [2]) äussert sich über die Art des Schutzes nicht. Er sagt nur: „Bei den meisten Wasserpflanzen sind die jungen Blüthenknospen durch reichliche Schleimbildung geschützt. Näher auf die Ausbildung der Schleimhaare, Schleimdrüsen und die Schleim aussondernden squamulae intravaginales werde ich hier nicht weiter eingehen; dieselbe ist bei den meisten der erwähnten Arten von Schilling (Flora 1893) sehr ausführlich beschrieben."

Mir erscheint die Erklärung von Goebel die richtige, insofern als *Schutz gegen Eindringen des Wassers* der primäre Zweck *derartiger* Schleimbildung ist, obwohl allerdings in einigen Fällen der Schleimüberzug wohl auch einen Schutz gegen Thierfrass darstellen mag. Letzteres wird aber wohl nicht allgemein sein. Und wenn ich versuche die Art des „Schutzes gegen Wasser" genauer zu präcisiren, so kommt es mir vor, dass dieser Schutz ein zweifacher ist, nämlich erstens das Eindringen des Wassers als solches an allen mit Schleim bedeckten Stellen erschweren wird, damit die osmotischen Verhältnisse der Zellen nicht zu sehr gestört werden und zweitens das Eindringen des Wassers wegen der besonders in Sümpfen grossen Sauerstoffarmuth. Bei

---

1) Pflanzen und Schnecken, Jena 1888, citirt nach Haberlandt Anat. l. c.
2) l. c. p. 191.

dem Schleimüberzug verschiedener Sumpfpflanzen wird letzterer Factor wohl der wichtigste sein. Und mit dieser Erklärung ist die Thatsache im Einklange, dass die Dicke des Schleimüberzuges viel ansehnlicher ist in Wasser, das sehr arm ist an chemisch ungebundenem Sauerstoff, wie in Wasser, das viel ungebundenen Sauerstoff enthält. Jedermann, der Wasserpflanzen gesammelt hat, wird diese Thatsache aufgefallen sein.

Wenn wir jetzt zur *Parmentiera* zurückkehren, so darf auch ohne chemische Analyse angenommen werden, dass das von den Hydathoden ausgeschiedene Wasser nur äusserst geringe Spuren oder überhaupt gar keinen ungebundenen Sauerstoff enthält, weil ja schon auf seinem Wege durch die Pflanze der Sauerstoff für die Athmung verbraucht sein wird. Und in Folge dessen kann die Entwicklung der Corolla in dem mit Wasser gefüllten Raume als ein Analogon der Entwicklung der submersen Theile einer Sumpfpflanze betrachtet werden. Die Schleimausscheidung ist also eine Anpassung der Blüthentheile an eine Lebensweise ähnlich derjenigen der Sumpfpflanzen.

Noch eine andere Anpassung zeigt aber die Corolla von *Parmentiera*, nämlich eine aërenchymatische Entwicklung des Parenchyms. Ich erblicke nämlich in der auffallenden Ausbildung grosser intercellularer Lufträume im Inneren der Corolla bei dieser Pflanze ein Mittel sich eine „innere Athmosphaere", ein inneres Sauerstoffreservoir, zu bilden, wie dieses ja bekanntlich fast ausnahmslos bei submersen Wasserpflanzen und in den aus dem Wasser hervoragenden Theilen der meisten Sumpfpflanzen gefunden wird.

Allerdings sind grosse Intercellularräume auch für einige nicht submerse, nicht assimilirende Pflanzentheile, speciell auch Corollen bekannt und für diese Fälle ist der Zweck derselben ein anderer, so dass auch hier eine andere Erklärung möglich ist. Aber jedenfalls kann die auffallende Ausbildung der intercellularen Lufträume in der Corolla bei *Parmentiera* nicht in derselben Weise erklärt werden wie man derartige Räume in der Corolla einiger anderer Pflanzen erklärt hat, denn in weissen Blumenblättern und anderen Schauapparaten dient

nach Haberlandt [1]) das System der lufterfüllten Intercellularräume, neben der Durchlüftung, auch einer rein biologischen Aufgabe, der Herstellung einer Lockfarbe, welche durch totale Reflektion des Lichtes erzielt wird. Da nun primo die Farbe der Corolla keine schön weisse, sondern schmutzigweisse, ist, und secundo gerade diejenigen Theile der Corolla, welche am meisten vom Kelche umhüllt, also welche am wenigsten sichtbar sind, am reichsten mit den genannten lufterfüllten Räumen ausgestattet sind und da gerade diese Theile den grössten Theil ihres Daseins vom Wasser umgeben sind, scheint mir bei *Parmentiera* die oben von mir angegebene Erklärung wahrscheinlicher, als die letztgenannte, die ja ausserdem für sich nicht im Wasser entwickelnde Corollen gegeben wurde.

Eine chemische Analyse des Wassers von den *Parmentiera*-Kelchen verdanke ich wieder Herrn Dr. Boorsma in Buitenzorg. Vorher hat Prof. G. Kraus [2]) über das Kelchwasser während seines Aufenthaltes im botanischen Garten zu Buitenzorg einige wichtige Beobachtungen gemacht, welche ich hier mittheilen will.

„Die abgesonderte Flüssigkeit ist völlig wasserhell und gleicht äusserlich ganz der von *Spathodea campanulata*. Den Inhalt derselben habe ich nicht näher untersucht; nur das habe ich constatirt, dass dieselbe niemals alcalisch reagirt. Drückt man aus dem angeschnittenen Schnabel eines *Spathodea*-Kelches einen Tropfen auf rothes Lakmuspapier, so färbt sich dasselbe sofort überaus stark *blau*. Das findet aber bei *Parmentiera* zu keiner Zeit statt; ein Tropfen aus dem sprungreifen Kelche zeigt vielmehr auf blauem Lakmuspapier rasch einen Fleck, dessen Centrum deutlich roth ist. Der Saft ist also schwach *sauer*. Diese saure Reaction scheint erst allmählig einzutreten. In Knospen von 17 mm. Länge fand ich keine Andeutung von Röthung; in solchen von 30 mm. war sie schon deutlich, in solchen von 35 mm. völlig ausgesprochen. Reactionen mit Fehling, Eisenchlorid, Diphenylamin waren erfolglos."

---

1) l. c. Anat. p. 385.
2) l. c. p. 436—437.

Die mir von Herrn Dr. Boorsma freundlichst zur Verfügung gestellten Notizen lasse ich hier folgen.

„*Parmentiera cerifera*; Knospenlänge 16—28 millimeter; 13 Stück lieferten 1.242 gram klares Wasser. Reaction äuszerst schwach alcalisch; NH^3 Entwicklung bei Erwärmung kaum wahrnehmbar. Feste Stoffe ± 2.7% Asche ± 0.75%. Das Uebrige wie in der Analyse von *Nicandra* (siehe unten). Ausserdem konnte ich, weil ich hier mehr Wasser zur Verfügung hatte, feststellen, dasz Calcium anwesend ist. Weder bei *Nicandra* noch bei *Juanulloa* wurde auf Basen reagirt."

Einige Messungsresultate mögen hier Platz finden. In Chlorzinkjod beträgt die Membrandicke der Blüthenknospenepidermisaussenwand des Kelches 2—2½ μ, der Kelchinnenwand 3 μ, der beiden Corollawände nahezu 4 μ und von allen diesen Membranen die Cuticula höchstens ½—⅓ μ. Wenn dieselben Theile vor der Chlorzinkjodbehandlung gemessen wurden, zeigten nur die nicht cuticularisirten Membranschichten der Corollamembranen erheblich geringere Dimensionen.

Zuletzt noch einige Worte über das Vorkommen eines Pilzes im Wasser des Wasserkelches, ähnlich dem bereits von Treub für *Spathodea campanulata* und von mir für *Clerodendron Minahassae* constatirten Vorkommen einer Bacterienart. In dem Wasser der *Parmentiera*-Kelche fand ich, falls dieselben keine anderen lebenden Wesen enthielten, eine Pilzspecies. Ich fand dieselbe in allen untersuchten specimina und häufig in ziemlich grosser Anzahl. Ich fand diese Pilzindividuen nur im Wasser, nie innerhalb der Gewebe und sehr häufig auf den Hydathoden. Aus der üppigen Entwicklung dieses Pilzes muss angenommen werden, dass mit dem ausgeschiedenen Wasser auch organische Substanzen und nicht unwahrscheinlich zuckerartige Substanzen ausgeschieden werden, und da die Pilze sich besonders in der Nähe der Hydathoden zahlreich zeigen, darf dasselbe für das von den Hydathoden ausgeschiedene Wasser angenommen werden. Und dieser Schluss ist nun ganz im Einklang mit dem anatomischen Bau der Kelch- und Corollahydathoden. Denn wie bereits oben von mir gesagt wurde, dass der anatomische

Bau der Nectar ausscheidenden Trichome auf der Kelchaussenseite dem Baue der Hydathoden, besonders der Corollahydatoden gleichartig sei, in sofern als kaum ein anderer Unterschied zwischen beiden vorliegt, als die Zahl der secernirenden Köpfchenzellen, und die Grösse der Stielzelle, welche ja bei den Nectarien nur noch grössere Dimensionen angenommen hat, als sie bereits bei den Corollahydathoden besitzt.

Wenn diese meine Schlussfolgerungen richtig sind, so haben wir bei *Parmentiera* wieder einen Fall, wie solche ja von HABERLANDT zuerst entdeckt sind.

Ob *Parmentiera* überhaupt Nutzen von dem Pilzgaste hat, muss dahingestellt bleiben. Der Gast scheint wenigstens dem Wirthe nicht zu schaden.

Die genannten Pilzsprossungen erinnerten am meisten an die aus Chlamydosporen hervorgegangenen Gebilde, wenn dieselben in einer Nährlösung ausgesäet sind; es scheinen also Entwicklungsstadien eines Fadenpilzes zu sein. Da der Saft deutlich sauer reagirt ist es nicht befremdend, dass die Stelle der Bacterien von *Spathodea* und *Clerodendron* hier von einem Fadenpilze eingenommen wird. Welcher Species jedoch dieser Pilz angehört ist mir nicht bekannt.

Als appendix möge hier noch einiges mitgetheilt werden über die schwarze Farbe der Membranen und des Zellinhaltes der in Alcohol conservirten Blüthenknospen. Obwohl nun das Auftreten einer schwarzen Färbung bei Pflanzentheilen, welche in Alcohol conservirt sind, eine überaus bekannte Erscheinung ist und obwohl ja auch allgemein bekannt ist, dass die Conservationsmethode von Prof. HUGO DE VRIES, wo dem Alcohol *vor* dem Gebrauche Salzsäure zugefügt wird, sehr gute Resultate liefert, so ist eine schwarze Tinction, wie sie hier bei *Parmentiera* (in nicht saurem Alcohol) auftritt, nicht so bekannt. Hier ist nämlich die Tinction derartig, dass Cytoplasma, Kerngerüst, Nucleolen und Membranen so verschiedene Farbendifferenzen aufweisen, dass viele anatomische Untersuchungen des Materials hierdurch wesentlich erleichtert sind. Alle Nucleolen sind nämlich

pechschwarz und treten daher auf dem dunkelgrau tingirten Kerngerüst sehr scharf hervor, besonders in den Corollahydathoden. In den Kelchhydathoden ist der Unterschied zwischen der Farbe des Kerngerüstes und der des Nucleolus nicht so deutlich. Die Kerne der Köpfchenzellen sind nur in sehr jungen Hydathoden zu sehen, weil der plasmatische Inhalt der etwas älteren Kelch-Hydathoden-Köpfchenzellen auch fast schwach gefärbt ist. Das Cytoplasma von allen übrigen Zellen der Blüthenknospen zeigt aber sonst eine hellgraue Farbe. Mit Ausnahme der genannten Zellen von nicht sehr jungen Kelchhydathoden sind Zellkerne durch die nolens volens aufgetretene Färbung so schön tingirt, dass man selbst keine schönere Färbung wünschen könnte. wo es sich nur um das Studium der Lage, Grösze und Form der Zellkerne und Nucleolen handelt. Von allen Membranen sind nur diejenigen der Schuppen gelb, alle andere schwarz oder dunkelgrau. Bei *Monotropa*-Alcohol-Material scheint etwas ähnliches vorzukommen. Die Differenzirung ist dort aber nicht so schön wie bei *Parmentiera*. Bei *Crescentia* kommt aber die Farbendifferenzirung der Tinction derjenigen von *Parmentiera* sehr nahe.

Ob die Färbung nach dem Einlegen der lebenden Pflanzentheile in Alcohol sofort oder erst nach drei Monaten (Datum meiner Untersuchung) erfolgt, habe ich beim Einlegen nicht untersucht. Nach Prof. Strasburger wird diese Färbung vielleicht durch einen gerbstoffartigen Stoff verursacht.

Ich versuchte bei *Parmentiera* vergebens Entfärbung hervorzurufen durch dreitägige Behandlung mit Schwefligersäure, Salpetersäure, verdünnter kalter wässriger Lösung von Kaliumhydroxyd und Kaliumalcoholat. Sowohl Chlorzinkjodlösung wie auch conc. Schwefelsäure verursachten sofort das Verschwinden der schwarzen Farbe. Bei *Crescentia* erhielt ich fast vollständiges Verschwinden der schwarzen Färbung, nach dem ich die Mikrotomschnitte 6 Stunden in ± 55° C. warmem Terpentin hatte liegen lassen.

§3. Crescentia Cujete.

Die sehr jungen, z. B. 7 mm. langen Blüthenknospen dieses amerikanischen, auf Java häufig cultivirten, caulifloren Bäumchens, enthalten viel Wasser, etwas ältere relativ weniger.

Die Blüthenknospen entstehen aus dem nackten Stamme und aus den dicken und dünneren blattlosen Aesten. Die letzteren sitzen ganz im Laube versteckt, die ersteren ganz ungeschützt gegen das seitlich einfallende Sonnenlicht.

Dass die Kelche von Crescentia Wasser umschliessen war bis jetzt unbekannt. Die Gattung gehört mit *Parmentiera* und *Kigelia*, bei welcher ich auch wasserhaltige Kelche auffand, zu der Abtheilung der *Crescentieae* von K. Schumann in Engler und Prantl Natürliche Pflanzenfamilien (Band IV 3*b*). Von dem Kelche der Crescentia wird l. c. p. 248 gesagt: „Kelch vor der Vollblüthe geschlossen, dann unregelmässig aufreissend, gespalten oder getheilt."

Drückt man eine etwa erbsengrosse Blüthenknospe dieser Species zwischen den Fingern, dann wiedersteht dieselbe ziemlich lange, um dann aber plötzlich oben aufzuplatzen und einige Tropfen klaren Wassers hervorspritzen zu lassen. Eine derartige Knospe hat eine fast kugelige Gestalt, aussen glänzend grün, unbehaart und nur sehr spärlich mit mikroskopisch kleinen Schuppen bedeckt, welche ganz nach dem Typus der *Parmentiera*-Schuppen gebaut sind. Die Knospe zeigt sich auf Längsschnitt grösstentheils hohl, oder richtiger ausgedrückt, mit Wasser angefüllt. Die dicke lederartig-fleischige Wand dieser Hohlkugel wird von dem mächtig entwickelten Kelchtubus gebildet. Die Zipfel des letzteren sind fast mikroskopisch klein geblieben, und mit den Rändern fast klappig an einander gelegt. Diese Ränder werden wie bei *Parmentiera* und *Clerodendron Minahassae* von Zellen gebildet deren Aussenwand cuticularartige Falten zeigt. Infolge dessen hat man hier einen solchen Verschluss wie bei den soeben genannten Pflanzen. Bei *Crescentia* zeigt aber der Verschluss des mit Wasser gefüllten Hohlraumes ausserdem noch zwei interessante Eigenthümlich-

keiten. Erstens deutlich ausgebildete „Languettes", wie sie von Treub zuerst in den Wasserkelchen von *Spathodea campanulata* entdekt wurden, und zweitens das Vorkommen eines Pilzhyphengeflechts in den vom Wasserraume nach aussen führenden spaltenartigen Kanälen, welche sich zwischen den Kelchzipfeln befinden.

Bevor wir auf diese zwei Details näher eingehen sei hier erwähnt, dass die Corolla sammt den Geschlechtstheilen in solchen bereits 7 mm. langen Knospen im Wachsthum sehr hinter dem Kelch zurückgeblieben sind. Das Zurückbleiben ist aber nicht so erheblich wie bei *Clerodendron Minahassae*, *Spathodea campanulata*, *Heterophragma adenophyllum* (siehe unten) u. s. w. Das Verhältniss im Zurückbleiben erinnert am meisten an *Parmentiera* und noch mehr wie dort muss hier angenommen werden, dass das vom Kelche umschlossene Wasser auch zum Theil von den Corollatrichomen ausgeschieden wird. Hierauf kommen wir unten zurück.

Was die „Languettes" anbetrifft, so hat Krause für *Spathodea campanulata* bemerkt, dass dieselben als Kelchzipfel anzusehen wären. Insofern ist dieses auch richtig, als jede derselben, das untere resp. das innere, durch Wachsthum zungenartig erbreiterte Ende eines Kelchzipfels darstellt. Die „Languettes" von *Crescentia* sind sehr deutlich ausgebildet (Fig. 98), aber nicht so gross wie bei *Spathodea campanulata*. Zweifellos tragen sie aber sehr viel dazu bei, das Ausfliessen des Wassers zu verhindern und zwar, wie oben angegeben wurde dadurch, dass dieselben ganz gleichartig verschliessend wirken, wie die Klappenventile im Herzvorhofe verschiedener Thiere.

Ausser diesem Verschluss des unteren Endes der 5 nach aussen führenden Spalten, sind letztere bei sehr jungen Knospen ausserdem noch, wie gesagt, durch Cuticularnahtverschluss gegen Ausfliessen des Wassers gesichert. Und gleich als ob diese prachtvollen Mittel noch nicht genügend wären, scheint stets, wenigstens bei älteren Blüthenknospen noch ein drittes Mittel vorzukommen, sehr ähnlich den „wattenpropfähnlichen Trichomen", welche von Raciborski bei *Heterophragma adenophyllum*

entdeckt wurden. Dort bei *Heterophragma* bildet die Pflanze am oberen Theil der Innenwand des Wasserkelches die wattenähnlichen, zusammenliegenden Trichome. Hier bei *Crescentia* scheint die Bildung eines derartigen „wattenähnlichen Propfes" einem Fadenpilze übertragen zu sein. Es könnte sein, dass hier eine Art Symbiose vorliegt, wobei der Gast als Lohn die organischen, im Kelchwasser befindlichen, von dem Wirthe zur Verfügung gestellten Nährstoffe erhält, während letzterer nicht allein keinen Nachtheil von dem Gaste zu empfinden scheint, sondern durch denselben gegen Wasserverlust aus der Knospe besser geschützt ist. In Fig. 98 sind die Hyphengeflechte, wie sie als pinselartige Büschel aus den engen Spalten zwischen den Kelchzipfeln resp. zwischen den Languettes austreten angedeutet. In Alcoholmaterial heben die Pilzhyphen sich selbst ohne Tinction gegen das umgebende *Crescentia*-Gewebe scharf ab; besonders auf Querschnitten der Blüthenknospenspitze ist dieses auffallend. Alle Lücken zwischen den Kelchzipfeln sind dort mit den zu einem pseudoparenchymatischen Gewebe eng verflochtenen Pilzhyphen angefüllt, und dieses Pilzparenchym ist gewissermassen mit Gewalt bis in die Kelchzipfelecke eingekeilt. Weil das Pilzgewebe sehr kleinzellig und in dem Alcoholmaterial schmutzig gelatineus weiss ist, während die Kelchzipfel- [1]) Zellwände sammt Inhalt gelb aussehen, sind die Grenzen von Wirth und Gast sehr scharf zu sehen. In den Fig. 91 und 91*a* sind zwei derartige Querschnitte abgebildet.

Ob in diesem Falle wirklich Symbiose vorliegt, mit Nutzen für beide Parteien, muss dahin gestellt bleiben. Jedenfalls aber schadet der Pilz der *Crescentia* nicht. In allen von mir untersuchten Knospen fand ich ihn. Und an Ort und Stelle in Buitenzorg konnte ich mich überzeugen, dass, obwohl die Zahl der zu *gleicher* Zeit sich bildenden Blüthenknospen an jeder Pflanze nur eine sehr geringe ist, trotzdem an jeder Pflanze im Verhältniss zu der geringen Blüthenknospenzahl eine Anzahl geöffneter Blüthen und junger Früchte stets beobachtet werden

---

1) Nach 6-stündigem Aufhellen in warmem Terpentin.

konnte. Der Kelch ist an der Innenseite und die Corolla beiderseits, fast überall, mit zahlreichen kurzgestielten kissenförmigen Trichomen bedeckt, welche im Bau so ganz an die Hydathoden von *Parmentiera* erinnern, dass ich es für unnöthig hielt, dieselben für *Crescentia* wieder abzubilden. Bei *Crescentia* sind die Corollatrichome aber im Durchmesser fast 5 mal grösser, wie die Kelchhydathoden. Ausserdem ist in älteren Knospen die Zahl der Corollahydathoden nach meiner Schätzung im Ganzen grösser und die Gesamtzahl ihrer secernirenden Köpfchenzellen überwiegend grösser wie diejenige des Kelches. Ausserdem scheint mir aus der vergleichenden Untersuchung sehr jünger und fast ausgebildeter Knospen hervorzugehen, dass in den jüngsten Knospen hauptsächlich oder ausschliesslich die Kelchhydathoden das Wasser ausscheiden, während in fast geöffneten Knospen die Rolle der Secretion fast ganz den Corollahydathoden übertragen ist. An grossen und ausgebildeten Knospen konnte ich an der Corolla, und zwar am Grunde des Tubus stets eine reichliche Neubildung von Hydathoden wahrnehmen, während solches bereits bei nur halb ausgewachsenen Knospen mit den Kelchhydathoden nicht stattfindet. Dieselben sind bereits alle ausgebildet, wenn die Corolla erst eben sich zu entwickeln anfängt.

Die merkwürdigen Schüsselnectarien sind bereits oben bei *Parmentiera* behandelt. Der Bau derselben ist bei *Crescentia* demjenigen von *Parmentiera* so sehr gleich, dass ich auf die Abbildungen für *Parmentiera* hinweisen kann. Die Figuren 92 und 93 zeigen ausserdem noch die Tüpfelkanäle in der Cuticula, durch welche die Secretion des Nectariums stattfindet. Und Fig. 94*a* zeigt einen Nectarium-Längsschnitt dessen Zellinhalt mit Eau de Javelle entfernt worden ist, nach Behandlung mit conc. Schwefelsäure. Ober- und Unterwand der mächtigen Stielzelle sind ganz vernichtet, ebenso wie der untere Theil der dünn-cylindrischen Secretionszellen und wie das ganze Kelchparenchym. Es widerstehen nur die folgenden Membranen: das zarte nur $\frac{2}{3}$ μ messende Cuticulahäutchen der Epidermis, die $2—2\frac{1}{2}$ μ dicke und nur oben getüpfelte Cuticula, welche die secernirenden

Köpfchenzellen als eine *geschlossene* Hülle umgiebt, der stark verdickte 4 μ dicke Cuticularring am Grunde der Stielzelle, sowie die obere Hälfte der Membranen der Secretionszellen.

Andere Trichome, wie die oben genannten plasmareichen drüsenähnlichen Köpfchenhaare, werden weder auf der Corolla, noch auf der Kelchinnenwand gefunden. Eigenthümlich ist, dass auf der Corolla nur dort an der Innenseite die Köpfchenhydathoden fehlen, wo die Stamina inserirt sind.

Die Wassersecretion der Kelch- und Corollahydathoden findet auch hier bei *Crescentia* wieder quer durch eine zwar sehr zarte (höchstens $\frac{1}{5}-\frac{2}{5}$ μ dicke) aber während der Secretion nicht abgeworfene, homogen aussehende, vollkommen geschlossene schweinsblasenähnliche *cuticularisirte* Hülle statt, welche die Secretionszellen sackartig umhüllt, und welche unten auf der grossen mit starkem Cuticularring versehenen Stielzelle aufsitzt.

Oberflächenschnitte der Corolla liefern nach 8-tägigem Liegen in Eau de Javelle bei Behandlung mit Chlorzinkjod sehr instructive Praeparate. Durch die schön gelb gefärbte durchsichtige Cuticularhülle sieht man die rein-violetten Köpfchenzellen deutlich hindurch, und bei geänderter Einstellung der Micrometerschraube sieht man dann auch den dunkel braungelb gefärbten Cuticularring der Stielzelle hindurch schimmern, denn die cellulosen Wände der Hydathoden-Köpfchenzellen sind auch äusserst zart und durchsichtig. Bei leisestem Druck auf das Deckglas wird die Hydathode unten am Cuticularring von der Epidermis losgerissen.

Die obigen, 8 Tage mit Eau de Javelle behandelten Schnitte zeigen bei Behandlung mit conc. Schwefelsäure in sofern hier ein interessantes Verhalten, als das Cuticularhäutchen der Epidermis fast sofort vernichtet wird, während die Cuticularhülle der Hydathode ganz intact geblieben ist. Letzteres zeigt sich besonders schön, wenn man das Präparat auf dem Objectträger auswascht und dann verdünnte wässrige Safraninlösung hinzufügt. Das infolge des Deckglasdruckes hie und da faltenbildende, schweinsblasenartige Gebilde zeigt sich hübsch kirschrot gefärbt. Zuerst und nachher am dunkelsten tingirt sich der dicke Cuti-

cularring der Stielzelle, sehr deutlich roth aber auch die zarte, auch ganz intact gebliebene Cuticularhülle der Köpfchenzellen.

Zum Vergleich möge hier citirt werden, was Prof. Haberlandt [1]) über die für Wasser permeabele Cuticula der Laubblatt-Hydathoden von *Bignonia brasiliensis* Lam. mittheilt.

„Etwas eingehender habe ich mich bei dieser Pflänze mit der Beschaffenheit der für Wasser permeabelen Aussenwände der Schuppen(-hydathode) beschäftigt. Zunächst konnte festgestellt werden, dass die Cuticula, welche die Schuppe überzieht, die Farbenreactionen und Functionseigenthümlichkeiten der gewöhnlichen Cuticula zeigt. Nach Behandlung mit conc. Schwefelsäure löste sich die Cuticula der Epidermis sammt der cutinisirten Aussenwand des Stieles und der Cuticula der Schuppe von dem verquellenden Gewebe ab. Nach erfolgtem Auswaschen färbte sich die Cuticula der Epidermis wie der Schuppe mit Safranin in 50 % Alcohol roth. Ebenso nach 24 stündigem Verweilen in alcoholischer Alcannatinctur. Wenn die aus Alcoholmaterial angefertigten Schnitte direct mit Schwefelsäure behandelt wurden, so blieb die Cuticula der Schuppe gerade so ungelöst zurück, wie jene der Epidermis. Wenn aber die Schnitte vorher einige Tage lang in der Javelle'schen Lauge lagen, dann wurde die Cuticula der Schuppen gelöst, wobei die Lösung am Scheitel begann und successive gegen den Rand zu fortschritt. Die Cuticula der Epidermis blieb nach wie vor ungelöst. Aus dieser Thatsache geht hervor, dass *die Cuticula der Schuppe in chemischer Hinsicht* [2]) doch ein von der gewöhnlichen Cuticula abweichendes Verhalten zeigt, womit wohl ihre erhöhte Permeabilität für Wasser zusammenhängt. Worin dieser Unterschied aber besteht, vermag ich allerdings nicht anzugeben."

Aus diesem verschiedenen Verhalten der epidermalen und Hydathodencuticula conc. Schwefelsäure gegenüber schliesst also Haberlandt auf eine verschiedene chemische Zusammensetzung. Obwohl nun in unserem Experimente gerade die Hydathodecuti-

---

1) Haberlandt. Sitz p. 41
2) Die Cursivirung ist von mir.

cula die am meisten widerstandsfähige ist, wäre auch hier vielleicht derselbe Schluss erlaubt.

Eine nähere Betrachtung der Corolla lehrt, dass dieselbe in jüngeren Blüthenknospen aussen so dicht besetzt ist mit den mehrgenannten, grossen kissenförmigen Hydathoden, dass die Epidermis kaum zu sehen ist. Innen trägt die Corolla nur an einzelnen Stellen Hydathoden. Der Bau und die Grösse der letzteren ist aber derjenigen der Aussenseite gleich.

Spaltöffnungen fehlen sowohl der Corolla, als auch der Innenseite der Kelchwand. Wasserspalten fehlen dort ebenfalls. Die Lebendfärbung mit Methylenviolett ergiebt, dass nur die Hydathoden den Farbstoff aufnehmen, und zwar zeigt sich dabei eine Verschiedenheit bei sehr jungen Blüthenknospen und älteren. Meiner am 4. April 1896 in Buitenzorg gemachten Notiz entnehme ich Folgendes: Junge Blüthenknospe seitlich mit einem Messer geöffnet, das darin enthaltene Wasser ausgegossen und das Kelchinnere mit sublimathaltigem Alcohol ausgespült, dann kurze Zeit austrocknen lassen und dann 12 Stunden in sehr verdünnter wässriger Methylviolettlösung liegen lassen. Auf Flächenschnitten der Kelchinnenwand zeigten sich die Epidermiszellen *ganz ungefärbt* und die Köpfchenhydathoden alle fast dunkel violett gefärbt (ohne Niederschlag). Derselbe Versuch mit einem gleichalten Kelche, aber ohne Ausspülen des Inneren mit Sublimat-Alcohol, lieferte dasselbe Resultat, nur war die Farbe der Hydathoden nicht so dunkel; es blieben aber auch hier die Epidermiszellen fast ganz ungefärbt. Derartige Lebendfärbung (also Sublimat) bei einer älteren Knospe führte zu dem Resultate, dass die Corollahydathoden sich deutlicher gefärbt zeigten, wie die Kelchhydathoden.

Eine 20 mm. lange Blüthenknospe enthält nur Spuren von Wasser im Inneren. Dieselbe war noch vollständig geschlossen, aber die Nectarien auf der Aussenwand wurden schon lebhaft von einer Ameisenart besucht, secernirten also *vor* dem Öffnen der Knospe.

Zuletzt sei hier noch bemerkt, dass bei den Kelchhydathoden im Gegensatz von *Parmentiera* und *Clerodendron Minahassae* bei

Crescentia nicht nur die Aussenwand der Stielzelle cuticularisirt ist, sondern dass solches auch mit der oberen Wand oder wenigstens mit dem grössten Teil derselben der Fall ist.

Auch bei *Crescentia* gehen, wie bei *Parmentiera* die Kelch- und Corollahydathoden und die Kelchschuppen und höchst wahrscheinlich auch die Schüsselnectarien aus einer einzigen Epidermiszelle hervor. Und wie bei *Parmentiera* hat jede Stielzelle der Hydathoden und der Nectarien Anschluss an eine *grosse* Zahl, zuweilen bis 100 Epidermiszellen.

Zwischen Kelch und Corolla beobachtet man wie bei *Parmentiera* kleine Chlamydosporensprossungen ähnliche Pilzindividuen. Ob letztere in genetischem Zusammenhang stehen mit den oben genannten in die Kelchhöhle eindringenden Pilzhyphen, habe ich nicht entscheiden können. Unwahrscheinlich scheint mir letzteres aber nicht.

Das Vorkommen dieses saprophytischen Pilzes in dem vom Kelch umschlossenen Wasser ist in sofern sehr interessant als es uns auch ohne chemische Analyse Sicherheit giebt, dass mit dem Wasser auch organische und nicht unwahrscheinlich zuckerartige Verbindungen zugleich ausgeschieden werden. Und dieses ist wieder interessant, indem es die bereits sehr schmale Kluft zwischen Nectarium und Hydathode noch geringer macht, weil wir ja hier wieder Gebilde, Zellen resp. Zellgruppen vor uns haben, welche zwar hauptsächlich Wasser ausscheiden also Hydathodennatur haben, aber zugleich auch winzige Mengen organischer Substanzen ausscheiden und dadurch nectariumartige Eigenschaften zeigen. Ist ja doch der einzige Unterschied zwischen Nectarium und Hydathode, dass nur ersteres Zucker + Wasser + anorganische Salze ausscheidet und letzteres nur Wasser und anorganische Salze.

Dass der Gehalt anorganischer Substanz im Kelchwasser nur äusserst gering sein kann, darf wohl daraus geschlossen werden, dass sonst der Pilz im Inneren des Kelchraumes viel üppiger wachsen würde. Die sich im Wasser entwickelnde Corolla nimmt hier bei *Crescentia* eine noch schönere Wasserpflanzenstructur an, wie bei *Parmentiera*. Die Kronenröhre

wird bei *Crescentia* bis 1½ mm. dick und ist dabei ganz schwammig wie ein Nymphaeenstengel. Der anatomische Bau des Inneren zeigt dann ganz das Bild eines aërenchymatischen Gewebes, wie es z. B. von SCHENCK [1]) für *Caperonia* abgebildet ist.

---

§ 4. KIGELIA PINNATA.

Dass die Knospen dieser Species zu den „Wasserkelchen" gerechnet werden müssen, im Inneren also flüssiges Wasser enthalten, fand ich zuerst im Buitenzorger Botanischen Garten.

Ueber *Kigelia pinnata* wird in KOORDERS und VALETON [2]) Folgendes mitgetheilt: „In Afrika einheimischer, im Malayischen Archipel nur hier und dort in Gärten von Europäern und Parkanlagen, sowie im Botanischen Garten von Buitenzorg angepflanzter ziemlich dicker Baum mit höchsteigenthümlichen Früchten, nach welchen *Kigelia* in Indien von den Europäern häufig Wurstenbaum genannt wird." Die bis über Meter langen Blüthenstände hängen in grosser Zahl von den armdicken, entblätterten Zweigen herunter, entspringen also wohl dem alten Holze und sind zwar ramiflor, aber nicht echt cauliflor, wie zuweilen in der Literatur erwähnt worden ist. Wenigstens sah ich bei den in Java gepflanzten Bäumen dieser Species nie Blüthenstände aus dem Hauptstamm hervorgehen.

Weil der Baum während seiner Blüthezeit in vollem Laube steht, sind die Blüthenknospen durch das Laub gegen directe Insolation in den wärmsten Mittagstunden geschützt, jedoch derselben in den Vormittag- und Nachmittagstunden exponirt. Die Bracteen sind sehr klein und hinfällig, schützen die Knospen also nur in frühester Jugend und dann noch unvollständig und später gar nicht mehr.

Die Untersuchung einer 1½ mm. langen Blüthenknospe aus Alcoholmaterial ergiebt Folgendes.

---

1) Aërenchym Taf. 27. Fig. 33.
2) l. c. p. 65.

Die Pedicellus ist 1 mm. lang und mit 2 kurzen Bracteae versehen. Die Knospe hat eine eiformige Gestalt mit 5 starken Längsrippen und schiefer, gebogener Spitze. Sie enthält im Inneren einen Hohlraum, welcher zum Theil mit Wasser gefüllt ist. Sie besteht aus dem fleischigen Kelchtubus auf welchem die 5, nur mit der Lupe sichtbaren kleinen Kelchzipfel, inserirt sind. Diese Zipfel zeigen weder Zellnaht noch Cuticularnaht noch Languettes. Der Verschluss des vom Kelch umschlossenen Hohlraumes ist hier nur durch Aneinanderlegen der einwärts gekrümmten Zipfel hergestellt. Durch Schleim scheint jedoch der Verschluss erhöht zu werden. Wenigstens fand ich bei Alcoholmaterial die Oeffnung der Kelchhöhle älterer Knospen stets an der Aussenseite durch eingetrocknete Schleimmassen verschlossen. Beim lebenden Material habe ich jedoch hierauf noch nicht Acht gegeben. Im Grunde der Kelchhöhle bemerkt man die bereits grossen Antheren und das grosse Ovarium, von der noch nicht röhrenartig geschlossenen, noch zarten Corolla umgeben. Weder die Corolla noch die Geschlechtsorgane besitzen hier Trichome, während in älteren Knospen solches bei der Corolla wohl der Fall ist. Der Kelch ist jedoch schon jetzt auf seiner ganzen Oberfläche mit Köpfchenhaaren dicht bedeckt, welche aus einem vielzelligen von einer Cuticula umgebenen 50 μ breiten Köpfchen und aus einer einzelligen-cuticularisirten, breiten Stielzelle bestehen. Die Köpfchenhaare sind sehr plasmareich. Die relativ grossen Kerne liegen mehr oder weniger in der Mitte der Köpfchenzellen. In der untersuchten Knospe sitzen die Köpfchentrichome auf der Aussenwand fast ebenso dicht auf einander wie auf der Innenwand, jedoch beobachtet man auf ersterer zahlreiche neu gebildete und in Bildung begriffener Haare, während auf letzterer, also auf der Aussenwand, nur sehr wenige neue Trichome gebildet werden. Ein weiterer Unterschied ist dieser, dass die Innenwandtrichome etwas plasmareicher scheinen wie die Aussenwandtrichome. Auf einem Querschnitt der hier besprochenen Knospe von $1\frac{1}{2}$ mm. Länge zählte ich an der Innenwand 80 ausgebildete Köpfchentrichome, also eine sehr grosse Zahl. Auf der Aussenwand

des Kelches kommen zahlreiche Schüsselnectarien vor von dem *Parmentiera*-typus. Die Innenwand des Kelches ist von einer sehr dicken, sich mit Methylenblau schwach färbenden Schleimschicht bedeckt. Diese Schleimschicht umhüllt nicht allein alle Köpfchenhaare, sondern erhebt sich weit über dieselben. Ihre Dicke beträgt an $\frac{1}{5}$—$\frac{1}{3}$ der Kelchwanddicke, also ungefähr 0.1—0.2 millimeter. Diese Schleimschicht ist also hier auffallend dicker wie bei *Clerodendron* und *Parmentiera*. In dem Schleim liegen zahllose Individuen einer Bacterien-species eingehüllt; ausserdem einzelne, grosse, schimmernde, an Cystolithen erinnernde Körper, welche nicht näher von mir untersucht sind.

Ob dieser Schleim ein Bildungsproduct ist der Bacterien, ähnlich wie aus Coloniën von *Leuconostoc mesenterioides* grosse Schleimmassen[1]) hervorgehen, oder ob derselbe von der Kelchwand oder von den Kelchinnenwandtrichomen zugleich mit dem Wasser ausgeschieden wird, habe ich nicht ermitteln können.

Dass die letztgenannten Trichome in den Knospen als Hydathoden fungiren, und dass das in der Kelchhöhle der Knospe enthaltene Wasser von ihnen ausgeschieden worden ist, scheint mir nicht zweifelhaft, weil die Epidermiszellen der Kelchinnenwand lückenlos an einander schliessen und Spaltöffnungen hier fehlen.

Lebendfärbungsversuche mit Methylviolett-lösung von mir in Buitenzorg ausgeführt, lieferten zwar ein scheinbar negatives Resultat, aber die Erklärung dieses unerwarteten Resultates lässt sich leicht erblicken in der aussergewöhnlich dicken Schleimschicht welche die Kelchinnenwandhydathoden umgiebt. Denn es ist zweifellos diese Schleimschicht die Ursache, des ganz ungefärbt Bleibens der Kelchinnenwandhydathoden. Ich machte in Buitenzorg, sowohl mit einer jungen, wie mit einer sehr alten Knospe den Lebensfärbungsversuch und erhielt in beiden Fällen das anfangs für mich ganz unerklärliche Resultat, dass nur die Kelchaussenwand-trichome und die Kelchaussenwand-nectarien den Farbstoff aufgenommen hatten, während die an der

---

1) *Schenck* in Strasburger, Noll, Schimper, Lehrbuch l. c. p. 272.

Innenwand sitzenden, und doch zweifellos als Hydathoden fungirenden plasmareichen Köpfchentrichome nicht die geringste Färbung zeigten.

Während nun, wie wir sahen, in jungen Knospen die Wassersecretion nur von den Kelchhydathoden ausgeht, zeigt sich in älteren Knospen eine Aenderung in derselben Richtung, wie wir dieselbe bei älter werdenden Knospen von *Stereospermum* kennen lernen werden. Es übernimmt nämlich die stark wachsende Corolla diese Function zum grösseren Theile. Diese Functions-übertragung spricht sich am deutlichsten aus, wenn man eine sehr grosse, z. B. 25 mm. lange Knospe, im Längs- und Querschnitt untersucht. Es zeigt sich dann die vorher noch trichomlose, geöffnete Corolla in eine fest geschlossene Röhre verwandelt, welche beiderseits mit plasmareichen, und jetzt wohl als Hydathoden functionirende Köpfchentrichome dicht bedeckt. Durch eine stark wellenförmige Faltenbildung der Corollenröhre ist die secernirende Oberfläche wohl auf das vierfache vergrössert, und durch das fächerförmige, enge Zusammenlegen der Corollenzipfel ist ein ausgezeichneter Verschluss dieser zweiten Röhre hergestellt worden. Es sind die fast ausgebildeten Antheren und das junge Ovarium hier also in älteren Knospen ausgezeichnet gegen Austrocknung geschützt, denn sie befinden sich im Inneren eines geschlossenen Hohlcylinders, welcher innen feucht gehalten wird, und welcher aussen erst von einem dünnen Wasser-mantel umgeben ist, welcher seinerseits wiederum von einer zweiten fleischig lederartigen, ebenfalls geschlossenen Röhre umgeben ist.

Es möge hier erwähnt werden, dass die in Buitenzorg von mir untersuchten *Kigelia*-Blüthenknospen und Blüthen fleissig von einer schwarzen Ameisenart besucht werden. Die Ameisen bevorzugen die Blüthenknospen. In grossen Schaaren sieht man sie stets emsig auf den langen Blüthenständen herumlaufen, um sich an den Schüsselnectarien mit dem ausgeschiedenen Nectar zu ernähren.

Zuletzt muss auch noch bemerkt werden, dass auch bei *Kigelia* wie bei *Clerodendron Minahassae*, *Parmentiera*, etc. aus dem

üppigen Wachsthum der Pilze in dem Kelchwasser geschlossen werden muss, dass die Hydathoden in der Blüthenknospe zugleich mit dem Wasser auch mehr oder weniger erhebliche Mengen organische Substanzen (?Zucker) ausscheiden.

Es sei hier (siehe weiter unten) erwähnt, dass ich in Buitenzorg mit *Kigelia*-Knospen einige Druckversuche angestellt habe.

§ 5. Stereospermum hypostictum Miq.

Dieser zu den Bignoniaceae gehörende Baum ist in dem I Band p. 72—74 der „Boomsoorten van Java" von Koorders und Dr. Valeton ausführlich beschrieben. Nach diesen Autoren kann Folgendes mitgetheilt werden. Diese Species ist in der botanischen Literatur unter nicht weniger als acht anderen Namen beschrieben und z. Th. abgebildet worden. Sie kommt wildwachsend in den Wäldern von ganz Java ziemlich häufig vor und ist bis in British-Indien verbreitet. Sie wächst nicht allein in schattenreichen, immergrünen, constant feuchten, heterogenen Wäldern, sondern auch in lichten laubverlierenden Wäldern auf periodisch sehr trocknen Böden. Die schönen grossen Blüthen sitzen in terminalen, reichblüthigen Paniculae. Die Bracteae und Bracteolae sind hinfällig." In den jungen Blüthenknospen fand ich — leider erst kurz vor meiner Abreise nach Europa — bei einem in Buitenzorg wachsenden Exemplare Wasser eingeschlossen. Ich fand dieses aber nur in Form kleines Tröpfchen an der Kelchinnenwand und hauptsächlich nahe der Spitze. Und zwar nur in den frühen Morgenstunden. Wenn ich Knospen untersuchte, welche gegen Mittag gesammelt waren, dann waren keine Tropfen mehr zu sehen. Es war dann aber die Innenwand jedoch in Folge einer sehr dünnen Wasserschicht noch stets feucht.

Dieser Unterschied bot sich regelmässig dar, auch wenn ich vollkommen gleichgrosse z. B. 4 mm. lange Knospen untersuchte.

Die untersuchten Wassertropfen waren klar und färbten

Lakmuspapier roth; reagirten also sauer. Bacteriën wurden in demselben nicht beobachtet. Jedoch zeigte sich die ganze Innen- und Aussenkelchwand mit einem dichten, reichverzweigten Mycelium eines Fadenpilzes bedeckt. Dieses Mycelium war stets in den jüngsten Knospen am üppigsten entwickelt, und immer bildete es in dem oberen Theil der Kelchhöhle ringsum den nach Aussen führenden Spalten zwischen den Kelchzipfeln ein wattenpfropfähnliches Geflecht, genau wie ich dieses bei *Crescentia* gefunden hatte. Nach Tinction mit Methylenblau und kurzem Auswaschen mit wasserigem Alcohol wurden auserordentlich instructive Praeparate erhalten. Die Pilzhyphen, welche ungefärbt äusserst schwierig zu sehen waren, hoben sich durch ihre schön dunkelblaue Färbung gegen das sehr schwach tingirte Gewebe von der Knospe sehr scharf ab. Es liess sich an diesen gefärbten Praeparaten leicht feststellen, dass diese Filzhyphen nur über die Oberfläche der Knospe und zwar besonders über und um die Köpfchenhaare her kriechen, jedoch an keiner Stelle in das Gewebe des Wirthes eindringen.

Ob hier Symbiose vorliegt mit beiderseitigem Nutzen muss ich unentschieden lassen. Weil ich jedoch in jeder untersuchten Knospe diesen Fadenpilz auffand, und weil anderseits an dem untersuchten Baume bei Weitem der grösste Theil der Blüthenknospe sich normal zur Frucht entwicklen, muss daraus geschlossen werden, dass die Pflanze resp. die Knospe wenigstens keinen Schaden von dem Pilz-Gast empfindet; ebenso wie dieses von Treub [1]) für *Spathodea campanulata* bemerkt worden ist für die constant in den Wasserkelchen vorkommenden Colonien von Bacterien und wie solches auch für *Parmentiera*, *Crescentia* und *Clerodendron Minahassae* der Fall zu sein scheint.

Aus den Figuren 129—135 und aus der ausführlichen Erklärung derselben lässt sich die Entwicklungsgeschichte des Wasserkelches von *Stereospermum* leicht ersehen.

Es mögen deshalb hier nur noch einige kurze Notizen stattfinden.

---

1) Treub l. c. p. 45.

In sehr jungen, weniger als 1 mm. grossen Knospen ist der Kelch aussen dicht mit plasmareichen Köpfchenhaaren bedeckt, während sich in dem in Ausbildung begriffenen, inneren Hohlraum erst die ersten Anlagen von derartigen Trichomen zeigen. Mit dem Wachsthum der Knospe und mit der Hand in Hand gehenden Vergrösserung des Kelchhohlraumes geht eine üppige Bildung von Köpfchenhydathoden an der Kelchinnenwand vor sich.

Sie zeigen sich ausnahmslos alle cuticularisirt. Durch Auswaschen und Färbung mit Safranin nehmen diese Cuticularstreifen der Epidermis mit den aufsitzenden Trichom-Hydathoden eine schön kirschrothe Färbung an; beantworten also auch in dieser Hinsicht an die Reaction auf cuticularisirte Membranen. Die Stielzelle zeigt sich wieder sehr dickwandig und die Cuticula welche die Köpfchenzellen umhüllt, ist wieder sehr zart (kaum 0.2 μ) homogener Structur. Derartig behandelte Schnitte liefern also genau gleichartige Bilder wie bei *Clerodendron Minahassae* bei gleicher Behandlung. Die Stielzelle ist 15 μ und das Köpfchen, welches aus einer Schicht von etwa 10—15 Zellen besteht, ist im Durchschnitt 50 μ breit. Bei allen Aussenwandtrichomen des Kelches ist die Stielzelle stets kurz und einzellig. Bei den Innenwandtrichomen des Kelches ist die Stielzelle nicht selten fadenförmig 4—5-zellig, wenigstens bei den nahe der Spitze der Kelchhöhle inserirten Hydathoden. Ausserhalb dieser Köpfchentrichome finden sich auf dem Kelch keine anderen Haarbildungen als Schüsselnectarien und zwar kommen dieselben nur auf der Aussenwand in nicht sehr grosser Zahl vor. Sie sind ebenso gebaut wie bei *Parmentiera* und *Crescentia*, aber sie sind kleiner. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass sich auch diese Nectarien, ebenso wie die Köpfchenhaare bei *Stereospermum* aus je einer Epidermiszelle entwicklen. Sie sind wie dort aus einer riesigen Stielzelle und einer sehr grossen Anzahl schlauchartiger Köpfchenzellen gebildet. Mit dem unbewaffneten Auge sind die Nectarien bereits zu sehen; sie sind etwa 0.2 mm. lang und 0.1 mm. breit. Diese Schüsselnectarien sind ziemlich unregelmässig auf der Kelchoberfläche vertheilt; unmittelbar an der Basis fand ich aber keine.

Der Kelch besitzt aussen zahlreiche, aber innen keine Spaltöffnungen. Die Epidermiszellen der Kelchinnenwand schliessen lückenlos an einander. In Folge dessen scheint es mir nothwendig, die zahlreichen Köpfchenhaare im Kelchinneren als Hydathoden aufzufassen, und folglich denselben die Ausscheidung des im Kelchinneren eingeschlossenen Wassers zuzuschreiben. Und wenn nun die Knospe die Grösse erreicht hat, wie sie in Fig. 132 abgebildet ist, findet man die ganze Wand der Kelchhöhle so dicht mit Köpfchentrichomen bedeckt, dass sich dieselben seitlich meistens berühren. Im Grunde einer derartigen Knospe sieht man dann schon die Anlagen der Corolla, der Stamina und des Ovariums. Die Corolla zeigt dann aber noch keine Trichombildung. Erst in etwas älteren Knospen (wie Fig. 133) findet man diese Trichomanlage auf der Corolla und zwar erst und nur stellenweise auf der Aussenseite, nachher (Fig. 135) auf der Innenseite und hier in sehr üppiger Weise.

Eine Untersuchung einer 10 millimeter langen Knospe ergiebt folgendes.

Die Knospe hat eine längliche Form und ist nach oben zugespitzt. Die Kelchzipfel sind sehr klein aber mit der Lupe gut zu sehen. Sie schliessen ohne Cuticularnaht und ohne Zellnaht [1]) an einander. Der Knospenverschluss ist in Folge dessen kein sehr fester. Vielleicht lässt sich hierdurch zum Theil die geringe Wasserquantität in der Kelchhöhle erklären. Sowohl innen wie aussen ist der Kelch dicht mit kurz gestielten plasmareichen Köpfchentrichomen bedeckt. Die Trichome der Innenwand scheinen aber etwas plasmareicher und wenn auch nur wenig, doch etwas zartwandiger. Beide, sowohl die Aussenwand, wie die Innenwandtrichome scheinen eine Flüssigkeit zu secerniren, welche organische Substanzen enthält. Denn sonst lässt sich das auffallend üppige Gedeihen des Fadenpilzes schwerlich erklären. Dazu kommt, dass gerade dort, wo die Trichome am dichtesten gestellt sind, nämlich an der Spitze der Kelchhöhle auch das Pilzgeflecht üppiger ist wie an anderen Stellen. Be-

1) Hier ist wieder die Terminologie von Raciborski l. c. gefolgt.

handelt man einen Längsschnitt einer Knospe mit concentrirter Schwefelsäure, dann erhält man dasselbe Resultat, was wir auch bei den anderen Wasserkelchen erhielten. Die zarte kaum 0.2—0.3 μ dicke Cuticula der Epidermis von Kelchinnen- und -aussenwand reisst sich von dem zerstörten unterliegenden Gewebe los und auf diesen zarten Cuticularstreifen sind die Köpfchentrichome sitzen geblieben, während ihre ganze Aussenwand intact geblieben ist. Lebendfärbung wäre allerdings zur weiteren Stütze dieser Auffassung bei dieser Species noch auszuführen.

Eine Betrachtung einer viel älteren, z. B. 21 mm. langen Knospe ergiebt Folgendes.

Innerhalb des noch ganz geschlossenen Kelches bildet jetzt die Corolla eine ebenfalls geschlossene Röhre. Der Verschluss letzterer wird dadurch gebildet, dass sich die Corollenzipfel fächerförmig zusammengefaltet haben. Im Inneren der Corollenröhre befinden sich die bereits fertigen, Pollen enthaltenden Antheren und das bereits grosse Ovula enthaltende Ovarium. Die Geschlechtstheile sind hier also von zwei geschlossenen Hüllen umgeben. Die Innenwand der Corolla zeigt sich jetzt so dicht mit plasmareichen Köpfchentrichomen bedeckt dass sich dieselben überall berühren. An verschiedenen Stellen sieht man trotzdem noch Neubildung derselben. Sie entstehen aus je einer Epidermiszelle. Bevor die Corolla sich röhrenartig um die Geschlechtstheile geschlossen, hat keine nennenswerthe Bildung dieser Köpfchenhaare an der Innenwand stattgefunden. Es scheint hier eine theilweise Functionsübernahme der Wasserausscheidung vom Kelche auf die Corolla stattgefunden zu haben. Die Corolleröhre schliesst in diesem Alter fast an die Kelchröhre an. Eine Stütze zu dieser Annahme der genannten Functionsübernahme wird noch dadurch geliefert, dasz der plasmatische Inhalt der Kelchinnenwandhydathoden ein derartiges trübes Aussehen angenommen haben, wie man solches bei Zellen, welche sich am Ende der Secretionsperiode befinden, beobachtet; während gerade der Charakter des plasmatischen Inhaltes der Corollen-innenwandtrichomen in solchen alten Knospen den Eindruck in kräftiger Secretion begriffener Organe hervorruft.

Diese Corollentrichome, welche nach meiner Ansicht in Knospen als Hydathoden fungiren, sind in geöffneten Blüthen sehr weit aus einander gerückt. Dasselbe ist in Blüthen der Fall mit den Kelchhydathoden. Während sie sich in jungen Knospen allseitig berühren, zeigen sie sich in Blüthen bis auf 250 μ aus einander gerückt. Und beide, Kelch- und Corollentrichome machen dann was ihren plasmatischen Inhalt betrifft den Eindruck, nicht mehr in Thätigkeit zu sein.

Weder auf der Innenseite, noch auf der Aussenseite der Corolla fand ich Spaltöffnungen.

Die Haare, welche büschelförmig am Grunde der Filamenten in älteren Knospen vorkommen, bestehen aus einem sehr langen, fadenförmigen, durchscheinenden, vielzelligen geraden Stiel und einem vielzelligen, halbkugeligen, sehr dunkel, fast schwarz gefärbten Köpfchen. Sie sehen den Fruchtkörpern von *Pilobolus* nicht unähnlich. Im Vergleich zu den übrigen Trichomen ist ihre Zahl und auch die Zahl der Corollenaussenwandtrichome so gering, dass es wohl nicht wichtig erscheint zu discutiren ob diese vielleicht auch an der Wassersecretion betheiligt sein können.

Obwohl aus dem Fehlen der Spaltöffnungen auf der Corolla bei *Stereospermum* auf längere Zeit des Bestehens der Wasserausscheidung in der Kelchhöhle vielleicht geschlossen werden dürfte und obgleich der Knospenbau und die Knospenentwicklung in vielen Hinsichten schöne Anpassungen zeigt für das Schützen der Geschlechtstheile durch Wasser, so ist es andererseits eigenthümlich, dass sich der Kelchzipfelverschluss nicht weiter ausgebildet hat. Wir finden dass sich hier gewissermassen in einer Richtung, nämlich in dem Kelchzipfelverschluss bei Weitem nicht solche schöne Einrichtungen ausgebildet haben, wie sie andere Wasserkelche aufweisen.

§ 6. Heterophragma adenophyllum Seem.

Von dieser Bignoniaceen-Species wurde schon von Raciborski auf Grund der Untersuchung von Herbarmaterial angenommen, dass die Blüthenknospen vielleicht Wasser enthalten könnten, und zwar weil sie eine grosse Aehnlichkeit mit dem Bau der Wasserkelche von *Spathodea campanulata* zeigten. Diese Hypothese Raciborski's hat sich durch meine Untersuchung der lebenden Pflanze als vollkommen richtig erwiesen. Die jüngeren Knospen sind bis zu einer Länge von etwa 10 mm. grösstentheils mit Wasser gefüllt. Bei älteren Knospen beschränkt sich das ausgeschiedene Wasser auf eine dünne Schicht zwischen Kelch und Corolle.

Raciborski [1]) hat einen Längsschnitt durch eine Blüthenknospe in etwa 6-facher Vergrösserung abgebildet (seine Fig. 27 und meine Fig. 103) und Folgendes über den Bau mitgetheilt: „*Heterophagma* [2]) *adenophyllum* Seem. ähnelt dagegen stark der *Spathodea campanulata*. Die Kelchcalyptra ist an der Oberfläche dicht mit bäumchenartigen Haaren bedeckt, im Inneren (mit Ausnahme der Spitze, wo ein Haarbüschel unterhalb der Scheitelöffnung sitzt) nur mit Drüsen, die denen der *Spathodea* ganz ähnlich sind, dicht bedeckt. Die Höhle der Calyptra ist sehr gross; an ihrer Basis sitzt die kleine innere Blüthenknospe. Die Scheitelöffnung wird ähnlich wie bei *Spathodea camp.* durch aneinander liegende, etwas gebogene Ränder der Calyptra verschlossen."

Folgendes kann auf Grund meiner Untersuchungen an der lebenden Pflanze und an von zwei in Buitenzorg cultivirten Individuen herrührendem Alcoholmaterial dieser Beschreibung hinzugefügt werden.

Heterophragma adenophyllum Seem. wächst nach Kurz [3]) und nach Hooker [4]) in Burma. Im Malayischen Archipel kommt so-

---

1) l. c. p. 187—188.

2) Forest Flora of British Burma.

3) Raciborski sagt aus Versehen *Dolichandrone adenophylla* DC. Es besteht aber kein derartiger Name im Index Kewensis und fast zweifellos ist die von R. untersuchte Pflanze *Spathodea adenophylla* DC. = *Heterophragma adenophyllum* Seem.

4) Flora of British India.

weit mir bekannt dieser Baum nicht wildwachsend vor und cultivirt scheint sie dort nur durch ein Paar Individuen im Hortus Bogoriensis und im Hirschkamp in Buitenzorg vertreten zu sein.

Der Baum ist in Buitenzorg etwa 15—20 m. hoch. Die Blüthenstände sind reichblüthig, zahlreich und terminal. Die Blüthenknospen sind in ihrer Jugend von einer grossen, dicht behaarten Bractee geschützt. Selbst bei 7 mm. langen Knospen ist diese Bractee noch erhalten. Erst bei älteren Knospen wird sie abgeworfen. Die Aussenfläche des Kelches, welcher bis unmittelbar vor dem Oeffnen der Blüthe eine geschlossene, eiformige, oben zugespitzte Kapsel, eine s. g. Calyptra bildet, ist mit einem bleibenden, sehr dichten und dicken, im Leben schwarz aussehenden Haarfilz bedeckt. Und weil dieser Haarfilz aus dicht in einander gefügten, baumartig-verzweigten, sehr dickwandigen, bereits bei sehr jungen Knospen nur mit Luft gefüllten Haaren besteht, liegen die zahlreichen sich dort an der Kelch-Aussenwand befindenden Spaltöffnungen und überhaupt die in der Calyptra enthaltenen Blüthentheile ausgezeichnet gegen austrocknen geschützt.

Eine nähere Untersuchung zeigt aber, dass der erstrebte Schutz der inneren Blüthentheile bezw. der Geschlechtsorgane noch auf anderem Wege von der Pflanze erhöht wird und zwar durch Wasser in der Kelchhöhle. Wenn es auch möglich ist, dass diesem Wasser noch ein anderer Nutzen für die Blüthenentwicklung zukommt, in diesem Falle scheint es mir fast zweifellos, dass der Hauptzweck *dieser* Wasserausscheidung in der Kelchhöhle im Schutze der Geschlechtsorgane gegen Austrocknung besteht. Sowohl der Ort, wo das ausgeschiedene Wasser aufgehoben wird, als die Vorrichtungen gegen das Ausfliessen des Wassers und der Zusammenhang, zwischen reichlichem Wassergehalt und eben aufangender Bildung der Geschlechtsorgane, sowie zwischen Abnahme des Wassers und bereits vorgeschrittener Ausbildung der Ovula resp. des Ovarium und des Pollens resp. der Antheren sprechen hierfür. Letztere Abnahme lässt sich allerdings auch erklären durch Resorption

des Kelchwassers durch die sich in dem Wasserbade entwickelnden Blüthentheile, und ausgeschlossen ist selbstverständlich ein derartiger Wasserverbrauch nicht ganz, sondern der Umstand, dass das Kelchwasser aussen eine Schicht bildet ringsum die in der jungen Knospe eine Art Hohlkugel bildende Corolla (in welcher Antheren und Ovarium innen durch eine Luftschicht von der Corolla getrennt eingeschlossen sind), spricht auch für Schutz gegen Austrocknen der Geschlechtsorgane.

Es fragt sich jetzt zunächst, wie wird das Wasser im Kelchinneren ausgeschieden.

Oberflächenschnitte lehren, dass die Epidermis der Kelchinnenwand aus polygonalen Zellen besteht, welche ohne Intercellularen fest an einander schliessen. Spaltöffnungen, sowie Wasserspalten fehlen der Innenwand gänzlich. Aber die ganze Innenwand ist mit Ausnahme einer basalen Zone dicht mit Köpfchentrichomen bedeckt, welche in Bau und Grösse so sehr an diejenigen des Kelchinneren von *Spathodea campanulata* erinneren, dass es mir zwecklos erschien, dieselben abzubilden. Ihr Durchmesser beträgt ungefähr 60 μ; sie fallen durch grossen Plasmareichthum und kräftig entwickelte Zellkerne gegen die relativ plasmaarme Epidermis auf. Sie bestehen wieder aus einer einzelligen, mit verdicktem Cuticularring versehenen Stielzelle und einer Schicht von etwa 15—25 Köpfchenzellen. Letztere zeigen sich in Blüthenknospen stets von einer zarten, conc. Schwefelsäure widerstehenden, tüpfellosen Cuticularhülle umgeben, welche soweit ich sehen konnte, während der Secretion nicht gesprengt wird.

In von mir ausgeführten Lebendfärbungsversuchen mit Methylviolett zeigte sich der Inhalt dieser Trichome, sowie der Inhalt der sich bei nicht zu jungen Knospen auch auf der Corolle befindlichen, aber anders gebauten Trichome bald schön dunkel violett, während der Inhalt der Epidermiszellen von Corolle und Kelch ganz ungefärbt blieb. Dieses Experiment veranlasst mich im Zusammenhang mit dem oben Mitgetheilten diese Haare, auch diejenigen der Corolle, mit hoher Wahrscheinlichkeit als Hydathoden zu betrachten und folglich das sich

im Inneren des geschlossenen Kelches befindliche Wasser als Ausscheidungsproduct dieser Trichomhydathoden anzusehen. Es sei hier aber bemerkt, dass die Wasserausscheidung in Blüthenknospen, welche kleiner wie 4—5 mm. sind, wohl nur von den Kelchhydathoden herrühren kann. In derartigen Knospen ist nämlich die Corolle im Vergleich zu dem Kelch äusserst klein und noch ganz ohne Trichome. Nur in etwas älteren fängt die Corolle an, einige Trichome, und zwar nur an der Aussenseite, zu bilden. Diese Trichomhydathoden der Corolla sind nach einem anderen Typus gebaut als die Köpfchenhaare des Kelches. Sie bestehen nämlich aus einer geraden, fadenförmigen, spitz endigenden, sehr langen Endzelle, welche auf zwei sehr kleinen, mehr oder weniger isodiametrischen Fusszellen sitzen. An der Innenseite der Corolle fehlen Haare. Die Bildung dieser fadenförmigen Trichomhydathoden fängt an, wenn die Corolle etwa 1 mm. Grösse erreicht hat, und ihre Bildung setzt sich fort bis die Knospe fast ausgebildet ist. Diese langen, fadenförmigen Trichome bedecken die Corollaaussenwand so dicht, dass man die zwischenliegenden Epidermiszellen kaum sehen kann. Sehr junge, derartige Corollahydathoden und solche, welche ungefähr die halbe Länge der ausgewachsenen Trichome erreicht haben, sind auffallend reich an Cytoplasma und kennzeichnen sich durch relativ grosse Zellkerne. Solche Trichome, welche die grösste Länge erreicht haben, sind dadurch merkwürdig, dass zwar das Cytoplasma auf eine äusserst spärliche Wandschicht reducirt ist, welche das im Haare befindliche Wasser wie eine Hülle umgibt, dass aber der Zellkern an dieser Reduction nicht im Mindestens betheiligt ist. Der grosse, stets mit einem grossen Nucleolus versehene Zellkern fällt in diesen äusserst zartwandigen, wasserhell-durchsichtigen, Haaren ganz besonders auf. Die Form dieses Kernes ist in den secernirenden Haaren eine ellipsoidische. Sie ist an zwei Enden und zwar in der Richting der längsten Achse zuweilen schwach zugespitzt. Die Lage dieses Kernes ist in secernirenden Haaren meist im der Nähe der Mitte und stets in dem dünnen Plasma-Wandbeleg. Die Wand dieser Corollatri-

chome ist, solange sie sich im Wasser der Knospe befinden, auffallend zart. Die Zartwandigkeit fällt ganz besonders auf, wenn man diese wassersecernirenden Trichome vergleicht mit den lufterfüllten, wohl nur zum Transpirationsschutz dienenden Haaren auf der Aussenwand des Kelches. Die Corollahaare sind in 20 mm. langen Blüthenknospen, also in solchen in welchen kein Wasserhohlraum oben mehr besteht, zum grössten Theile noch nicht cuticularisirt. Die Trichomenform in solchen alten Knospen ist ganz verschieden von den in Tafel V abgebildeten, insofern als die 2—4 kurzen Fusszellen alle in der Länge ausgewachsen sind. Dadurch erinnern derartige Trichome schon sehr an diejenigen, welche die Aussenseite der Kelches bedecken. Insofern aber zeigen diese Corollahaare auch einen Unterschied mit den Kelchaussenwandtrichomen als sie nicht mit Luft, sondern mit Plasma gefüllt sind und insofern als sie ungleich viel dünnwandiger sind. Sie machen sogar, in solchen 20 mm. längen Knospen, noch ganz den Eindruck der Secretionsthätigkeit.

Hervorgehoben muss noch werden, dass die Köpfchenhydathoden in nur 3—4 mm. langen Blüthenknospen so dicht auf einander sitzen, dass sie meistens einander seitlich berühren, häufig sogar theilweise bedecken und selten in grösser Entfernung als die Breite eines Trichoms von einander sitzen, dass sie jedoch in älteren, zum Beisp. in 20 mm. grossen Blüthenknospen, sehr weit von einander entfernt sind, sogar meistens 200—800 μ. Merkwürdig ist ausserdem, dass Neubildung von Kelchhydathoden schon aufgehört hat, wenn die in der Jugend wahrscheinlich als Hydathoden functionirenden Corollatrichome sich zu bilden anfangen. Es scheint hier also die Function der Wasserausscheidung vom Kelch nachträglich auf die Krone übertragen zu werden und die wasserausscheidenden Haare der Corolla scheinen nach und nach ihre secernirende Thätigkeit einzustellen, um zuletzt, an der entfalteten Krone nur als Transpirationsschutz zu dienen.

Der eigenthümliche Knospenverschluss des Kelches durch hereinbiegen eines Zipfels in der Weise, wie man eine Flasche

schliesst mittelst des in den Hals hinein gebrachten Fingers, geht aus den Figuren 104—109 deutlich hervor. Da hier weder Cuticularnaht- noch Zellennahtverschluss der übrigen Zipfel stattfindet, ist das Kelchwasser überhaupt nicht so vielseitig gegen Herauslaufen geschützt wie bei *Spathodea campanulata*, wo der selbstregulirende Kelchverschlussmechanismus hervorragend schön eingerichtet ist. Weil letzterer von Treub noch nicht so detaillirt abgebildet ist, wie es zum Vergleich mit den anderen hier behandelten Fällen erwünscht ist, lasse ich unten einige Zeichnungen von *Spath. camp.* folgen.

Wie aus den Figuren 103, 104 und 106 hervorgeht ist der Langguette-ähnliche Kelchzipfel im Inneren des Knospenhohlraumes bei *Heterophr. aden.* mit langen Haaren bedeckt. Diese Haare sind fadenförmig, einzellig, dickwandig, cuticularisirt und bereits bei sehr jungen Knospen plasmaleer und nur mit Luft erfüllt.

Wenn nicht die anatomische Untersuchung einen, wie es scheint, nicht sehr vollkommen wirkenden Klappenventilschluss mechanismus gezeigt hätte, so würde man doch auch aus einem ganz anderen Grund auf einen unvollkommenen Verschluss geschlossen haben, und zwar durch die von mir gemachte Beobachtung, dass diese wasserhaltigen Blüthenknospen auffallend fleissig besucht werden von scheinbar derselben kleinen, schwarzen Ameisenspecies, welche im Malayischen Archipel so allgemein extranuptiale Nectarien aufsucht, und welche wir auch auf *Crescentia*-Nectarien beobachteten. Weil an dem ganzen Blüthenstand keine extranuptiale honigausscheidende Organe aufgefunden werden konnten, und weil die Ameisen stets in auffallend grosser Zahl die Knospen besuchten, muss ich annehmen, dass sie im Stande sind, sich etwas von dem Kelch„wasser" anzueignen, und dass sie auf den Genuss dieses „Wassers" hohen Werth legen. Und weil nun in dem feuchten, wasserreichen Standorte kaum angnommen werden darf, dass dieser Ameisenbesuch nur einfachen Wassers wegen geschieht, so drängt sich der Schluss auf, dass das Kelchwasser von *Heterophr. aden.* organische und vielleicht zuckerartige Substanzen, wenn auch nur Spuren enthalten wird.

Die Wahrscheinlichkeit dieses letzten Schlusses wird nun dadurch sehr erhöht, dass in dem Kelchwasser von mir stets Sprossungen eines Fadenpilzes beobachtet wurden.

Es sei hier erwähnt, dass es durch die bekannte Methylenblau-Tinction gelang, diese Pilzsprossungen sehr schön hervortreten zu lassen. Sie zeigten sich besonders zahlreich auf der Oberfläche der Kelchhydathoden, also an der Quelle des ausgeschiedenen „Wassers".

Sowohl bei dieser Species, wie bei *Kigelia pinnata* sind von mir auch Druckversuche ausgeführt nach der bereits von Moll [1]) und von Haberlandt für Hydathoden ausgebildeten Methode. Trotz der bis auf 70 centimeter aufgeführte Quecksilberhöhe und trotz wiederholter Versuche, gelang es nicht, eine sehr verdünnte Methylviolettlösung in der Kelchhöhle der lebenden Knospe als Ausscheidung zu erhalten. Dieses negative Resultat mag wohl auf das rein active der Wassersecretion durch die Hydathoden hindeuten.

Es sei mir aber gestattet, hier speciell die Aufmerksamkeit auf einen Punkt zu lenken, der bei dem Resultate dieser in Buitenzorg gemachten Versuche in Betracht kommt. Es ist zweifellos eine Ungenauigkeit gewesen, dass einige Naturforscher eine *active* und *passive* Hydathoden-Wassersecretion unterschieden haben, weil die Gründe, aus welchen für das Bestehen passiver Secretion gefolgert wurde, ganz falsch sind. Man nannte nämlich dann eine Wassersecretion passiv, wenn es gelang durch künstlichen Druck eine Wasserausscheidung hervorzurufen. Und man nannte sie activ, wenn diese Ausscheidung nicht gelang. Stellt man sich aber klar vor was geschieht, wenn der Pflanzentheil, mit dem man experimentirt, einem starken Druck (z. B. durch eine Quecksilbersäule) ausgesetzt wird, dann muss die Unrichtigkeit dieser Folgerungen sofort auffallen. Denn der Druck übt ja einen Reiz auf das Protoplasma aus, und es ist dieser „Reiz" des lebenden Plasmas, welcher sich bis zu den Hydathoden fortpflanzt und

1) Moll l. c.

dort endlich, in den Hydathoden einen Reiz auf das Plasma ausübt, wodurch die Wassersecretion aus denselben erfolgt. Es ist hier nicht der Druck selbst, der das Wasser aus den Zellen, wie aus einem Schwamm herauspresst, sondern es ist der *Reiz* auf das Plasma, welcher indirect die Wassersecretion hervorruft.

Es lässt sich diese falsche Schlussfolgerung gut vergleichen mit dem Fall, im welchem man z. B. bei einem Menschen durch starken Druck auf die Haut der Brust reichliche Schweiss-secretion an der Stirn hervorruft und wo man dann diese Secretion als passive Herauspressung erklären wollte, anstatt als Resultat activer Thätigkeit der durch den Druck gereizten Schweissdrüsen.

Auch Haberlandt äusserst sich am Schlusse seiner mehrfach citirten Hydathoden-Abhandlung in derartigem Sinne über diesen Punkt.

Von dem ausgeschiedenen Wasser von *Heterophragma* ist leider bis jetzt keine Analyse gemacht.

---

§ 7. Spathodea campanulata Beauv.

In dieser Zeitschrift hat Treub [1]) die von ihm entdeckten Wasserkelche, zum ersten Male detaillirt beschrieben und abgebildet. Zum Vergleiche jedoch mit den vor mir gegebenen Abbildungen und Beschreibungen der verschiedener Wasserkelche glaubte ich es zweckmässig einige Figuren hinzuzufügen, (Meine Figuren 138, 139, 142—144 der Tafel) speciell zur Veranschaulichung des prachtvollen Knospenverschlusses mittelst Cuticularnaht und Languettes. Und zu dem von Treub unten auf Seite 43 Gesagten kann ich hinzufügen, dass ich die Köpfchenhaare von Knospen-*Alcoholmaterial* alle intact und von einer nicht gesprengten zarten Cuticula umgeben fand.

---

1) l. c. p. 38—45.

§ 8. Iochroma macrocalyx Benth.

Die Wasserkelche der südamerikanischer obengenannten *Solanacee* sind 1891 von Lagerheim [1]) entdeckt und genau beschrieben; von mir jedoch nicht untersucht, weil ich kein Material hatte. Die Flüssigkeit wird im Inneren der Kelches durch keulenförmige, vielzellige „Drüsenhaare" abgesondert. „Dass es in der That diese Haare sind, welche die Flüssigkeit absondern, dafür spricht der Umstand, dass man in ganz kleinen, nur wenige Millimeter langen Knospen mit noch ganz meristematischem Zellen an der Innenseite des Kelches zahlreiche vollständig entwickelte Drüsenhaare, die in voller Secernirung begriffen sind, antrifft. Wenn die Krone nach der Befruchtung abfällt, vertrocknen die Haare."

Eine chemische Analyse des Wassers liegt noch nicht vor. Die Wasserausscheidung soll durch „Abheben" der Cuticula vor sich gehen.

---

§ 9. Juanulloa parasitica Ruiz et Pav.

Dass dieser Strauch Wasserkelche hat, war bis jetzt unbekannt. Ich beobachtete die Erscheinung der Wassersecretion bei *Juanulloa* an einem, im Buitenzorger Botanischen Garten als Bodenpflanze cultivirten, etwa 1 Meter hohen Exemplar. Nach von Wettstein in Engler und Prantl l. c. ist *Juanulloa parasitica* ein in den Anden und Mexiko einheimischer Epiphyt mit hängenden, scharlachrothen Blüthen, welche einzeln oder in armblüthigen Cymen stehen. Bei den *Juanulloa*-Arten ist nach von Wettstein der Kelch röhrig oder glockig, 5-zähnig, oft gefärbt, und die Blüthenkrone röhrig, mit verengter Mündung und schmalem Saume.

Diesen Beobachtungen kann ich Folgendes nach eigener Untersuchung hinzufügen.

---

1) Berichte der deutschen bot. Gesellsch. 1891, Bd. 9, p. 348—351.

Zunächst will ich bemerken, dass bei dem Buitenzorger Garten-Exemplar die Blüthenknospen und Blüthen nicht hängen, sondern mehr oder weniger aufrecht stehen. Der Buitenzorger Strauch blüht fast das ganze Jahr hindurch, aber stets werden nur einzelne Blüthenknospen zugleich gebildet. Diese Knospen fallen durch ihre orangerothe Farbe und längliche Gestalt auf. Sie sitzen an den Zweigenden und sind weder von dem spärlichen Laube, noch von Bracteen geschützt.

Betrachtet man eine junge, z. B. eine 15 mm. lange Knospe etwas näher, dann findet man Folgendes. Der Kelch ist dünn lederartig und umgibt einen röhrigen, oben mittelst Zellnaht verschlossenen Hohlraum, welcher mit klarem (selbst nach 2 tägigem Liegen lassen) bacterienfreiem Wasser ganz gefüllt ist. Im Inneren, unten in diesem Hohlraum sieht man die Corolla, welche ein 5-seitiges, ganz geschlossenes, die Geschlechtsorgane einhüllendes, Hohlprisma bildet. Das Innere der Corolla ist, soweit meine Beobachtung reichen, nicht mit Wasser gefüllt. Es entwickeln sich die Geschlechtsorgane hier also in einer geschlossenen, lufterfüllten Röhre, welche aussen von einem Wassermantel umgeben ist, während letzterer wieder von dem lederartigen Kelche umgeben ist.

Ob auch bei so alten Blüthenknospen, wie in Fig. 116 abgebildet sind, noch der ganze Hohlraum mit Wasser gefüllt ist, wie bei der ganz jungen Knospe, ist leider von mir nicht festgestellt. Wenn aber meine Erinnerung richtig ist, dann ist dieser Hohlraum bei einer so alten Knospe innen zwar feucht, aber nicht ganz mit Wasser gefüllt.

Die Figuren 112, 112*a*, 113, 114 und 119 geben ein Bild von Grösse, Form und Bau der Blüthenknospe.

Die übrigen Figuren 115—118, 120—123, welche den anatomischen Bau darstellen, sind grössentheils nach 0.005 millimeter dicken Mikrotomschnitten angefertigt.

An der Aussenseite ist der Kelch mit hinfälligen, bereits bei älteren Knospen fehlenden, kurzen, wenigzelligen, pfriemenförmigen oder verzweigten Haaren versehen. Nectarien fehlen auf der Kelchaussenseite ganz, ebenso wie Schuppen.

Es fragt sich jetzt: wie wird das Wasser ausgeschieden? Quer durch die ganze Kelch- und Corollaepidermis hindurch oder durch bestimmte Organe?

Lebendfärbung wurde bei *Juanulloa* noch nicht ausgeführt, und diese bei den vorigen Species verwendete Stütze fehlt uns also hier bei der Entscheidung der Frage. Jedoch lehrt eine vergleichend-histologische Untersuchung junger und alter Blüthenknospen und Blüthen, dass wahrscheinlich die Wasserausscheidung bei sehr jungen Knospen nur durch den Kelch und später mit Ausnahme der Kelchspitze, (welche wie es scheint auch noch bei älteren Knospen secernirend bleibt) nur durch die Corolla erfolgt. Und zu diesem Wahrscheinlichkeitsschlusse führt uns die Analogie des Baues zahlreicher zu Papillen oder Trichomen metamorphosirter Epidermiszellen mit dem Bau von Trichomhydathoden und nectarausscheidenden Papillen bei verschiedenen Pflanzen.

Weil nun aber aus dem starken Zusammenschrumpfen der Epidermiszellen und verschiedener darunter gelegener Zellschichten (bis zur Mitte) auf reichlichen Wassergehalt derselben geschlossen werden darf, und da die Epidermiszellen auffallend mehr Plasma enthalten, wie die unterliegenden Zellen ist allerdings eine Wasserausscheidung auch durch die nicht differenzirten Epidermiszellen nicht ausgeschlossen. Jedenfalls ist sie aber nicht wahrscheinlich. Erstens weil ja ein Theil der Epidermiszellen des Kelches und fast alle Epidermiszellen der Corolla zu besonderen Organen umgebildet sind, welche in Bau nectar- oder wassersecernirenden Organen ganz ähnlich sind.

Zweitens, weil die Aussenwand der nicht zu Papillen oder Trichomen umgebildeten Kelchepidermiszellen, in keiner Hinsicht Differenzirung mit Rücksicht auf Secretion zeigt.

Zweifellos ist letzterer Grund ungleich weniger beweisend als ersterer. Denn es sind zahlreiche Fälle bekannt, wo die Secretion durch nicht oder nur sehr wenig in Membranbeschaffenheit differenzirte Epidermiszellen ausgeführt wird.

An der Corolla einer geöffneten Blüthe fand ich keine Spur mehr von den zahlreichen Papillen. Die Untersuchung lehrt

ferner, dass sie noch nicht angelegt sind, wenn der Kelch und folglich der Wasserhohlraum noch klein ist. Sobald aber letzterer durch das Kelchwachsthum sich vergrössert, fängt die mitwachsende, röhrigverschlossene Corolla an zahlreiche Papillen zu bilden. Von diesem Augenblick an scheint die Wasserausscheidung durch die Krone übernommen zu werden und der Kelch hauptsächlich nur als Hülle für das ausgeschiedene Wasser zu dienen.

Die eigenthümlichen, leistenartig nach aussen vorspringenden, innen hohlen, das ausgeschiedene Wasser einhüllenden Kelchaussackungen, welche dem Kelche im Querschnitt die Form eines Seesterns verleihen, mögen vielleicht bei der Wassersecretion nützlich sein, weil ja bei plötzlich verringerter Transpiration der Wasserraum sich leicht ausdehnt (Figur 119). Umgekehrt wird bei starker Insolation das Wasser zuerst aus den leistenförmigen, als Reservoir fungirenden, Gebilden entnommen werden können, und dadurch die Corollaröhre von einem dünnen Wassermantel geschützt bleiben.

Wie oben erwähnt wurde, ist der Knospenverschluss hier sehr zweckmässig, obwohl Languettes und Cuticularnaht fehlen. Die Kelchzipfel sind nämlich im Querschnitt dreieckig und auf der ganzen Epidermis der zwei nach innen gekehrten Seiten dicht mit langen Papillen besetzt. In der Knospe liegen die Kelchzipfel nun derartig klappig an einander, dass die Epidermalpapillen alle nahtartig in einander greifen. Obwohl nun die Wände dieser Papillen nicht mit Cuticularfalten versehen und überhaupt zartwändig sind, ist zweifelsohne diese Verschlusseinrichtung gegen Ausfliessen des Wassers, z. B. bei umgekehrter Lage des Knospe in Folge von Wind, zweckentsprechend, wenn auch nicht so schön wie bei *Spathodea campanulata*.

Bei *Juanulloa* functioniren die zum Verschluss dienenden Zellen zugleich als Hydathoden und auch in dieser Richtung steht also diese Pflanze hinsichtlich der Ausbildung wasserausscheidender Apparate in der Blüthenknospe auf nicht so hoher Stufe, weil ja die Arbeitstheilung von Verschluss- und Secretionszellen sich noch nicht herausdifferenzirt hat.

Diese Kelchzipfelpapillen sind in den Figuren 118 und 121 dargestellt. Erwähnt muss noch werden, dass Epidermiszellen der einander berührenden Kelchzipfelwände sich entweder zu den (einzelligen) langen Papillen ausgebildet haben, oder aber zu keulen- oder fadenförmigen, wenigzelligen Trichomhydathoden. Letztere werden nur an der nach innen gekehrten Rippe (im Querschnitt, an der nach innen gekehrten Spitze jedes Dreiecks) eines jeden Kelchzipfels angelegt und an verschiedenen Stellen an der Innenwand der Kelchröhre. An der Röhre aber in sehr geringer Zahl und stets nur in keulenförmiger Gestalt (Fig. 117, 118). Der reiche Plasmagehalt und der grosse Kern fällen in diesen, von mir als Hydathoden betrachteten Trichomen, wie in den Papillen und Trichomen der Kelchzipfelinnenwände sehr auf. Mit Fuchsin-Iodgrün tingirt, zeigen diese Kerne, welche alle eine fast kugelige Gestalt haben, einen reichen Chromatin gehalt und zahlreiche winzige Nucleolen. Die Lage der Kerne ist in allen diesen genannten Zellen, während der Secretion eine constante, nämlich ungefähr in der Mitte der Zelle.

Es muss hier noch bemerkt werden, dass an der Innenwand der Kelchtubusleisten, in älteren Knospen, an vielen Epidermiszellen wurstförmige, papillenartige Ausstülpungen aufgefunden wurden. Häufig wuchsen aus einer Epidermiszelle zwei derartige schlauchförmige Papillen hervor.

Betreffs von mir im Kelchparenchym gefundener Idioblasten sei Folgendes mitgetheilt.

Fertigt man von der inneren Kelchtubuswand einer älteren Knospe dicke Oberflächenschnitte an, und macht dieselben durchscheinend durch Maceriren in Eau de Javelle, dann erhält man (nach vorherigem Auswaschen) nach Zufügen von Safranin und einer Spur verdünnte Essigsäure eine schöne Farbendiffenzirung der Membranen. Durch die zarte, hübsch kirschroth gefärbte Cuticula der Epidermis schimmert die orange Farbe durch von den, in Folge Pectinreichthums, orange tinggirten Membranen des Parenchyms und des unter der Cuticula liegenden Theiles der Aussenwand der Epidermis. Jedoch mitten zwischen diesem orange gefärbten Parenchym fallen einzelne Zellen durch

ihre kirschrothe Farbe und ihren 30—50 mal grösseren Inhalt, sehr auf.

Diese Zellen haben dicke, mit zahlreichen, einfachen Tüpfeln versehene, cuticularisirte Wände. In frischem Alcoholmaterial besitzen diese, von mir als Idioblasten betrachtete Zellen je einen grossen Zellkern. Sie liegen unregelmässig im Parenchym zerstreut, zuweilen fast unmittelbar unter der Epidermis, zuweilen durch 3 oder mehr Zellschichten davon getrennt. Sie liegen nur selten in der Nähe der Gefässbündelendigungen. Ob diese Idioblasten etwas mit der Wassersecretion resp. der Wasseraufspeicherung im Kelch zu thun haben, ist mit Rücksicht auf ihren Bau und Inhalt nicht unwahrscheinlich, doch kann dieses allein am lebenden Materiale festgestellt werden. In Fig. 125 ist ein Idioblast abgebildet wie er sich an dem soeben genannten Eau de Javelle-Material, also von den Epidermiszellen verdeckt, zeigt.

Dass in dem ausgeschiedenen Wasser, bei *Juanulloa*, wie bei den vorigen Wasserkelchspecies, Spuren organischer Stoffe enthalten sein müssen, mag wohl aus dem Umstand geschlossen werden, dass in einigen der von mir untersuchten *Juanulloa*-Knospen auf der Kelchtubusinnenwand, kriechend, nicht in das Gewebe eindringend, reich verzweigte Mycelien eines Fadenpilzes gefunden wurden.

Merkwürdig ist, dass auf der Innenwand der Kelchröhre von *Juanulloa* stets, wenn auch nur eine sehr geringe Zahl (z. B. 5—6 Stück pro Quadratmillimeter) Spaltöffnungen vorkommen. Und obwohl diese Athmungsorgane wahrscheinlich im Wasserbade geschlossen bleiben und nicht functioniren, enthalten die Schliesszellen derselben reichlich Stärke. In dem Alcoholmaterial zeigten sich einige dieser Spältöffnungen geöffnet. Dieses Oeffnen mag aber hier wohl die Folge sein der Wasserentziehung durch den Alcohol. Und das Vorkommen dieser Athmungsorgane zeigt auch wohl, dass die anatomischen Umänderungen des Kelches bei dieser Species noch nicht so weit vorgeschritten sind, wie bei einigen anderen „Wasserkelchen".

Indessen müssen die leistenförmigen Aussackungen der

Kelchröhre als eine vortheilhafte Einrichtung für die Athmung betrachtet werden, weil ja hier mit sehr geringem Materialaufwand, eine sehr bedeutende Vergrösserung der mit der Luft in Berührung kommenden Aussenwand gegeben ist. Die ganze Aussenwand führt eine grosse Zahl Spaltöffnungen.

Dr. Boorsma hatte die Güte auch vom Kelchwasser dieser Species eine chemische Analyse zu machen. Ich lasse die mir zur Verfügung gestellte Notiz folgen:

„Knospenlänge 40—50 millimeter. Aus 6 Stück wurde 478 Milligramm klare Flüssigkeit erhalten. Feste Stoffe ungefähr 3% Asche sehr unbedeutend. Uebrigens Alles wie in der Analyse von *Nicandra*" (sie unten).

---

§ 10. Nicandra physaloides Gaertn.

Herr J. Smith, Assistent-Hortulanus am Botanischen Garten in Buitenzorg hatte die Güte mich 1896 auf das Vorkommen von „Wasser in den Blüthenknospen" bei dieser krautartigen zu den *Solanaceae* gehörenden Pflanze aufmerksam zu machen. Nach Von Wettstein [1]) ist *Nicandra* in Peru einheimisch, in Nordamerika, Europa und Südasien vielfach als Zierpflanze gebaut und leicht verwildernd; besteht der Kelch aus 5 verkehrt herzförmigen Lappen, die bei der Fruchtreife bedeutend vergrössert, häutig, netzig geadert sind und die Beere ganz einhüllen; ist die Beere nahezu saftlos; erinnert die Frucht sehr an *Physalis*; ist der Fruchtknoten 3—5 fächerig, während sie bei *Physalis* 2-fächerig ist. Genannter Autor giebt in Figur 5 in dem unten citirten Buche ein gutes Habitusbild. Miquel [2]) sagt über das Vorkommen im Malayischen Archipel blos Folgendes: „intra florae nostrae limites probabiliter reperietur; in Horto Bog. colitur." Von mir ist die Pflanze blos im Botanischen Garten zu Buitenzorg, wo die Species 1896 cultivirt wurde, untersucht worden. Nach Herrn J. Smith soll

---

1) Engler Prantl, Natürl. Pflanz. Theil IV, Abth. 3*b*. p. 11.
2) Flora Indiae Batavae II, p. 661.

sie in der Nähe verwildert sein. Bekanntlich wird sie mit gutem Erfolg in europäischen botanischen Gärten cultivirt.

Ueber das Vorkommen von Wasser in den Blüthenknospen und über den detaillirten Bau des Kelches fand ich in der Literatur nichts.

Folgende Notizen beruhen, wo nicht speciell hervorgehoben wird, dass es lebendes Material gewesen, auf meinen Untersuchungen von Alcoholmaterial.

Der Bau des Kelches erinnert an den der bekannten *Physalis*. Wie dort ist er bleibend, vergrössert sich nach der Befruchtung und bildet um die reifende Frucht eine dünnhäutige Hülle. Ob bei Nicandra die Kelchröhre auch während des Reifens der Frucht mit Wasser gefüllt ist, habe ich bei Pflanzen am Buitenzorger Garten noch nicht untersucht. Bei Pflanzen, welche im Universitäts Gewächshause in Bonn gezogen waren, fand ich aber kein Wasser in den Fruchtkelchen, dagegen wohl in Blütenknospen und Blüthen. Die Blüthenknospen sind prall mit Wasser gefüllt. In diesem Wasser entwickeln sich die lange Zeit im Wachsthum zurückbleibenden Geschlechtsorgane mit der Corolla. Diese Blüthentheile bemerkt man in 3 mm. langen, also in jungen Knospen, auf dem Grunde des von dem Kelch gebildeten, mit Wasser gefüllten, Hohlraumes. Der Kelch ist in einer solchen Knospe äusserst dünn (nur 50- 70 μ dick). Im Durchschnitt ist er nur ungefähr 7 Zellschichten dick. Weitere Beobachtungen an dieser 3 mm. langen Knospe ergeben Folgendes.

Der Kelch ist an der Aussenseite, weder von lufterfüllten Haaren, noch von Schuppen geschützt, und auch die Cuticula der überhaupt bloss 2—2½ μ dicken, Aussenmembran der Epidermis ist nur zart. Es finden sich jedoch auf der Aussenseite eine ziemlich grosse Zahl, mit der Loupe kaum sichtbarer, ungefähr 50 μ langer, keulenförmiger Trichome. Diese Trichome, sind in ihren oberen Zellen sehr plasmareich. Die Innenwand des Kelches ist auch mit derartigen Trichomen versehen. Sie unterscheiden sich von den Aussenwandtrichomen durch die etwas grössere Zahl, in welcher sie auftreten, durch ihren womöglich

noch grösseren Plasmareichthum in den oberen Zellen, durch noch zartere Aussenwand und durch etwas ansehnlichere Grösse. Wie bei den Aussenwandtrichomen sind diese Innenwandtrichome von einer Cuticulareaction aufweisenden, conc. Schwefelsäure widerstehenden, zarten Membran umgeben, welche eine homogene Structur aufweist. Weil Spaltöffnungen an der Kelchinnenwand fehlen, weil diese plasmareichen Haare mit grossen Zellkernen ganz wie secernirende Organe aussehen, und weil sie schon an sehr jungen, mit Wasser gefüllten Kelchen ausserordentlich zahlreich und ganz entwickelt sind, scheint es mir dass das Kelchwasser von diesen Keulenhaaren ausgeschieden worden ist. In Fig. 153 ist ein derartiges Keulenhaar, resp. keulenförmige Hydathode, in lebendem, secernirendem Zustande abgebildet. In abs. Alcohol schrumpfen diese, im Leben in Folge des grossen Turgors stark aufgeblähten, Trichomhydathoden so sehr ein, dass man ihre Form kaum mehr erkennen kann. Nur bei den Trichomen an der Kelchaussenwand findet dieses starke Einschrumpfen nicht statt. Am stärksten eingeschrumpft ist bei den Innenwandhydathoden die lange plasmaarme Stielzelle. Diese Stielzelle zeigt nicht, wie bei allen untersuchten Köpfchenhydathoden, eine ringförmige verdickte Wand, sondern die ganze Stielzellenwand ist, wie dieses bei den Keulentrichomhydathoden der ebenfalls zu den *Solanaceae* gehörenden *Iochroma* (nach der Abbildung von Lagerheim) und *Juanulloa* (siehe oben) der Fall ist, von einer ebenso zarten Membran umgeben. Ueberhaupt zeigen diese drei *Solanaceen*-hydathoden denselben Bautypus. Bei *Nicandra* sind diese Hydathoden in der Regel aus einer langen ungetheilten oder durch eine Querwand getheilten, plasmaarmen, nach unten dünn endigenden Stielzelle und 4—6 ausserordentlich plasmareichen, oberen Zellen mit grossen Zellkernen gebildet.

Obwohl die Zahl dieser Trichomhydathoden gross ist, und obgleich sie es wahrscheinlich nur allein sind, welche das Kelchwasser ausgeschieden haben, so ist nicht ganz ausgeschlossen, dass auch (wenigstens im späteren Alter der Kelches) die Epidermiszellen der Innenwand ebenfalls Wasser secerniren.

Diese Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, obgleich das Resultät der Lebendfärbung mit Methylviolett nur auf die Ausscheidung durch die Trichome hinweist. Unmöglich ist diese Betheiligung an der Secretion im späteren Alter deshalb nicht, weil in den Epidermiszellen alter Knospen sehr häufig in jeder Zelle je eine verdünnte Stelle in der allerdings hier 5—4 μ dicken (also doppelt so dick wie die äussere Membran der Aussenwandepidermis) Membran beobachtet werden kann (Figur 150 und 151). Sehr eigenthümlich ist hierbei allerdings noch die Thatsache, dass in solchen älteren Blüthenknospen die ganze Membran der Kelch-Innenwandepidermis dicht bedeckt ist mit runden Körnchen, welche wachsähnlich aussehen, und sich in Chloroform lösen. Welche Rolle diese wachsähnliche Schicht, die auch auf der Aussenwand des Kelches vorkommt, spielen mag, ist mir nicht einleuchtend. Ob hier das Wachs eine ähnliche Bedeutung hat, wie der Schleim der anderen Wasserkelche und der submersen Wasserpflanzen, ist näher zu untersuchen. Hierfür spricht jedenfalls die Thatsache des häufigen Vorkommens solcher Wachsüberzüge bei *Scitamineen*, welche bekanntlich zum grössten Theil in der luftfeuchtesten und regenreichsten Zeit niederschlagsreicher Tropengegenden ihre Blätter und Blüthen entwickeln.

In dem mit Wasser gefüllten Kelchraume fand ich (bei der lebenden Pflanze) eine Anzahl Bacterien, aber keine Fadenpilze.

Der Verschluss der Kelchspitze zeigte sich an einer 3 mm. langen Knospe sehr einfach. Cuticularnaht und Languettes fehlen und nur hier und dort lässt sich an den sich berührenden, dreieckigen 5 Kelchzipfelrändern Zellennahtverschluss beobachten. Diese sich berührenden Zipfelränder sind nicht, wie bei *Juanulloa*, mit secernirenden Papillen bedeckt, sondern mit einer gewöhnlichen Epidermis mit dicker Aussenwand versehen.

Während obige Notizen nur auf Material vom botanischen Garten in Buitenzorg herrühren, beruhen die nachstehenden anatomischen Notizen auf lebenden Pflanzen, welche im Gewächshause der Universität Bonn cultivirt worden sind.

Bei Lebendfärbung mit Methylviolett zeigten sich ohne Aus-

nahme fast alle Trichomhydathoden, dunkel gefärbt, während keine einzige Epidermiszelle Farbstoff aufgenommen hatte. Sowohl die Trichom-Hydathoden der Innen- und Aussenkelchwand wie der Corolla waren gefärbt.

Bei einer jungen 10 mm. langen Blüthenknospe besitzt der Kelch an der Aussenseite ungefähr 240 Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter, während Spaltöffnungen, sowohl auf der ganzen Innenwand des Kelches, wie auf Innen- und Aussenseite der Corolla, gänzlich fehlen. Die Corolla bildet in einer derartigen 10 mm. langen Knospe einen geschlossenen Hohlcylinder, welcher die bereits grossen Antheren und das noch kleine Ovarium einschliesst. Die Epidermiszellen des Kelches haben stark gewellte Seitenwände, welche überall, wo keine Spaltöffnungen vorhanden sind, lückenlos an einander schliessen. Das Parenchym des Kelches besitzt eine sehr grosse Zahl grosser sternartiger Intercellularräume. Auf der Aussenseite der Corolla kommen ausser den genannten keulenförmigen Trichomhydathoden, zahlreichere relativ kurze, konische oder pfriemenförmige, wenigzellige Haare vor. Derartige Haare fehlen aber auf der Innenseite der Corolla und auf dem Kelch gänzlich.

Die folgende chemische Analyse des Kelchwassers verdanke ich wieder Herrn Dr. Boorsma.

„Länge der Blüthenknospe 10—12 mm. Es gelang aus 13 Stück Blüthenknospen 500 milligramm kaum opalisirende Flüssigkeit zu erhalten. Diese Flüssigkeit besitzt schwach alcalische Reaction und entwickelt, wenn schwach erwärmt, in geringer Quantität Amoniak. Nach Verdunstung bleiben ungefähr 4% feste Stoffe[1]) zurück. Diese Stoffe werden, nach Erhitzung braun. Ungefähr $\frac{1}{6}$ Theile dieser Stoffe besteht aus Asche (Ganz genau sind diese Zahlen selbstverständlich nicht, weil die untersuchte Wassermenge nur so klein ist). Eiweisstoffe,

---

1) Es wird von Boorsma nicht mitgetheilt, ob das untersuchte Wasser filtrirt worden ist. Aus dem sehr hohen Gehalt lässt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit ableiten, dass es nicht filtrirt worden ist. In nicht filtrirtem, einfach ausgepresstem Blüthenknospenwasser fand ich stets eine grosse Zahl losgerissene Trichome. Daher vielleicht der hohe Gehalt fester Stoffe.

Zucker und Gerbstoffe fehlen. Nitrate konnten nicht nachgewiesen werden, ebenso wenig wie Sulfat, dagegen wohl Chloride." (Boorsma).

---

§ 11. Ilysanthes.

Das Vorkommen von Wasser im Inneren der Blüthenknospen bei der hier behandelten Pflanze wurde von Prof. Haberlandt entdeckt. Haberlandt hatte die Güte mir das von ihm gesammelte Material zur Untersuchung abzutreten und mir Folgendes mitzutheilen: „Ich fand diese mir unbekannte Staude 1891 im Urwalde der feuchten Bergschlucht Tjiapus bei Buitenzorg auf Java. Aus Mangel an Zeit wurde sie von mir nicht näher untersucht. Nur kann ich berichten, dass im Inneren des Kelches zahlreiche Köpfchenhydathoden vorkommen".

Indem ich Herrn Prof. Haberlandt an dieser Stelle meinen Dank abstatte für das mir zur Verfügung gestellte Material lasse ich hier das Resultat meiner Bearbeitung folgen.

Die betreffende Staude gehört zu den *Scrophulariaceae* und zwar zu dem Tribus 8 *Anthirhinoideae-Gratioleae* von Wettstein in Engler und Prantl Natürl. Pflanzenf. IV 3 b p. 69 und zwar wahrscheinlich zu *Ilysanthes* (Rafinesque) Wettstein, non Miquel sectio *Bonnaya* (Urb.) Wettstein in Engl. u. Prantl. l. c. Weil das betreffende Material weder reife Früchte noch Blätter enthielt und nur aus 2 Blüthen, einigen Blüthenknospen und einem kleinen Fragmente eines Laubblattes bestand, war es mir nicht möglich in Bonn die Species festzustellen. Wenn an anderem Orte Vergleichsmaterial zur Verfügung steht, wird dieses wahrscheinlich möglich sein. Vorläufig sei die Pflanze als *Ilysanthes spec.* bezeichnet.

Die Corolla bleibt in der Blüthenknospe im Wachsthum bei dem Kelche sehr zurück. Und bei einer etwa 8—10 mm. langen Knospe hat der Kelch eine fast 3—4 mal grössere Länge als die Blüthenkrone. Indem bei einer solchen eiförmigen, nach unten zugespitzten Knospe der Kelch einen nur oben, wenig

geöffneten Hohlcylinder bildet, befindet sich die Corolla am Grunde desselben und zwar als geschlossenes kugeliges Gebilde, Diese kugelige Corolla umhüllt in diesem Alter die fast ganz ausgebildeten Antheren und das noch wenig ausgebildete Ovarium. Die Corolla ist unbehaart. Die Epidermis der Innen- und Aussenseite derselben fällt dadurch auf, dass die Zellkerne fast alle genau in der Mitte der Epidermiszellen liegen.

Da sehr junge Knospen mir nicht zur Verfügung standen, habe ich leider den Kelchverschluss nicht feststellen können. Der Corollaverschluss findet einfach durch Uebereinanderlegen der Kronzipfel statt.

Die 5 Kelchzipfel liegen mit den Rändern ziemlich fest an einander. Sie sind alle einwärts gebogen und lassen oben, wo sie callusartig verdickt sind, nur eine kleine Oeffnung übrig. Diese Oeffnung ist aber so klein, dass man die Blüthenknospen umkehren und schütteln kann, ohne dass das Wasser des Kelch-Hohlraumes herausfliesst. Der Kelch ist dünnhäutig; mit der Luppe gesehen aussen kahl und innen dicht drüsig behaart. Bei starker Vergrösserung zeigen sich auf der Aussenseite des Kelches einzelne kurze, pfriemenförmige, wenigzellige, plasmaarme Haare und zahlreiche Spaltöffnungen, aber keine Köpfchenhaare. Auf der Innenseite des Kelches zeigt sich jedoch eine sehr grosse Anzahl grosser Köpfchenhaare, aber keine einzige Spaltöffnung. Die Zahl der Köpfchenhaare beträgt etwa 60 pro Quadratmillimeter. Der Bau und die Form derselben erinnern ganz an die Köpfchenhydathoden von *Clerodendron Minahassae*. Wie dort finden wir auch hier eine einzellige Stielzelle mit dicker, cuticularisirter Aussenwand und zahlreichen, hier etwa 20, Köpfchenzellen, welche von einer schweinsblasenähnlichen, zarten Cuticula umgeben sind. Eine ausführliche Beschreibung dieser zweifellos als Hydathoden functionirenden Köpfchentrichome scheint mir desshalb überflüssig. Es sei nur erwähnt, dass die Köpfchenzellen ausserordentlich plasmareich sind und grosse Zellkerne besitzen, während in jeder der Köpfchenzellen und auch in den meisten Parenchymzellen sich je eine morgensternartige, grosse Krystalldrüse von Calciumoxalat befindet.

Auf dem Laubblatt fehlen diese Köpfchentrichome. Es kommen dort an der Oberseite lange, plasmaarme, vielzellige, pfriemenförmige Haare vor, während die Blattunterseite kahl ist.

Eine chemische Analyse des Kelchwassers liegt von dieser Species noch nicht vor.

---

§ 12. Clerodendron-arten, zum Theil ohne „Wasserkelche."

In Vergleich mit dem histologischen Bau des Kelches und der Corolla vom *Clerod. Minahassae* ist es zweifelsohne wichtig, einiges mit zutheilen über 2 von mir untersuchte *Cler.*-arten, deren Blüthenknospen-Kelch nicht einem mit Wasser erfüllten Sack oder Becher ähnlich sieht.

1. *Clerodendron disparifolium* Bl.

Der Strauch findet sich unter diesem Namen im botanischen Garten in Buitenzorg. Bereits in äusserst jungen Knospen berühren sich die Zipfel des tief eingeschittenen Kelches kaum. Auch hier wächst aber die Corolla nachträglich, nachdem der Kelch fast fertig ist. Die Blumenblätter sind zu einer langen Röhre verwachsen, welcher oben ein kugeliges Gebilde, aufsitzt, das aus den sich eng deckenden Corollenzipfeln besteht und innen hohl ist. Erst bei der ganz ausgebildeten Blüthe geht dieser Zipfelschluss verloren, weil sich die zipfel sich zurück biegen. Vor dem Oeffnen entwickln sich die Geschlechtstheile in dem von der Corolla gebildeten, ganz geschlossenen, bis 25 mm. langen Hohlraum. Die Untersuchung der Krone zeigt nun, dass 1) die Innenwand dieses Hohlraumes, also die Innenwand der Kronenröhre, dicht bekleidet ist mit zartwändigen, plasmareichen, papillenartigen, einzelligen Trichomen, welche den secernirenden Papillen verschiedener Septalnectarien (wie sie z. B. Schniewind-Thies l. c. abgebildet hat) sehr ähnlich sind; 2) die Innenwand keine Spaltöffnungen besitzt 3) die Aussenwand auch keine Spaltöffnungen aufweist, wohl aber zahlreiche pfriemenförmige, plasmaarme,

bis zu 15-zellige, hinfällige Trichome (wovon die meisten an eben geöffneten Blüthe, an der Basis, bereits abgebrochen sind).

Sowohl auf der Aussen- wie auf der Innenseite der Corolla fehlen Köpfchentrichome von dem Hydathodentypus von *Cler. Minahassae*. Von diesem Trichomtypus besitzt aber der Kelch auf der Innenseite eine geringe Anzahl kleiner und auf der Aussenseite einzelner, sehr grosser Köpfchenhaare. Ausserdem ist der Kelch aussen und innen dicht bedeckt mit 2—3-zelligen, plasmaarmen, pfriemenförmigen Trichomen. Auf der Kelchinnenwand befinden sich zahlreiche Spaltöffnungen und auf der Aussenseite eine noch grössere Anzahl. Die Epidermiszellen schliessen nicht mit ganz geraden Wänden aneinander, sondern die letzteren sind schwach gebogen.

Die Kronenröhre zeigt auf dem Querschnitt einige Intercellularen von dem Typus der *Cler. Minah.*, aber dieselben sind relativ weniger gross.

Ob vielleicht die Corolla eine ähnliche Rolle der Wasserausscheidung und des Schutzes für die heranwachsenden Geschlechtsorgane bildet, wie bei *Kigelia*, wäre am lebenden Materiale näher zu untersuchen.

2. *Clerodendron Thomsonae* Balfour.

Während die Corolla dieser Species den vorigen Typus aufweist, ist der Kelch viel grösser. Die Kelchzipfel schliessen aber auch hier nicht fest aneinander und es entwickelt sich die Corolla sammt den Geschlechtstheilen nicht in einem vom Kelch gebildeten wasserführenden Behälter.

Der sehr dünne Kelch hat aussen einige wenige Spaltöffnungen, aber innen keine einzige. Derselbe ist nur spärlich behaart und zwar mit kurzen, pfriemenförmigen, einzelligen Trichomen, welche hauptsächlich den Gefässbündeln entlang angeordnet sind. Zwischen diesen Trichomen sind einige wenige Köpfchenhaare von dem Hydathodentypus von *Clerod. Minah.* eingesprengt. Die Epidermiszellen der Innen- und Aussenwand schliessen mit sehr starkwelligen Wänden aneinander. Das Parenchym des Kelches besitzt sehr grosse, regelmässig vertheilte,

lufterfüllte Intercellularen. Hier haben wir ohne Zweifel einen Fall vor uns, in welchem die Intercellularen dem Zurückwerfen des Lichtes und somit der Bildung der prachtvollen, weissen Farbe dienen, durch welche diese *Clerodendron*-Art sich so beliebt als Zierpflanze macht.

Die Corollenröhre zeigt auf dem Querschnitt einige unregelmässig vertheilte, lufterfüllte Intercellularen von dem Typus der *Cler. Minah.* aber dieselben sind weniger üppig ausgebildet.

Die Corolla ist auch spärlich behaart. An der Innenseite befinden sich zahlreiche, lange, einzellige, pfriemenförmige, plasmaarme Trichome; an der Aussenseite eine geringere Anzahl derselben, ausserdem aber einzelne kleine Köpfchenhaare mit mehrzelligem, sehr langem, plasmaarmem Stiele und kugeligem, plasmareichem Köpfchen. Auf dem Querschnitt zeigt die Krone einige unregelmässig vertheilte, lufterfüllte Intercellularen von dem *Cler. Minah.*typus, aber weniger üppig entwickelt.

3. *Clerodendron splendens* Don.

Bei dieser Species bildet die Kelchröhre in der Jugend mit den fest an einander liegenden Zipfeln eine geschlossene Knospe, welche, bis sie eine Grösse von $2\frac{1}{2}$ mm. erreicht hat, ganz derjenigen von *Cler Minah.* ähnlich sieht. Leider habe ich versäumt am lebenden Individuum nach zu sehen, ob dieser geschlossene Kelch auch hier in der Jugend Wasser enthält. Merkwürdigerweise bietet auch die Untersuchung der Trichome nähere Anknüpfungspunkte in dieser Richtung. Der Kelch ist hier nicht, wie bei den beiden anderen „trocknen" *Clerodendron*-Kelchen, hauptsächlich mit pfriemenförmigen Trichomen versehen, sondern es fehlen diese hier gänzlich, und es kommen dagegen ähnlich wie bei *Cler. Minah.* eine sehr grosse Anzahl kurz, gestielter, plasmareicher Köpfchenhaare, sowohl auf der Aussen- wie auf der Innenseite des Kelches vor. Aussen zeigt der Kelch zahlreiche Spaltöffnungen, innen besitzt er aber keine einzige.

Die Corolla ist von dem Typus der beiden vorigen Species.

Die Intercellularen sind auch weniger üppig entwickelt als bei *Cler. Minahassae.*

Zusammenfassend zeigt es sich, dass die kurzgestielten, bei *Cler. Minahassae* als Hydathoden fungirenden Köpfchenhaare auf dem nicht „wasserhaltigen" Kelche von *Cler. Thomsonae* nur sehr vereinzelt vorkommen, bei dem ebenfalls wasserlosen Kelche von *Cler. disparifolium* ganz fehlen und von den 3 untersuchten Arten nur bei *Cler. splendens* sehr zahlreich vorkommen, während gerade der Kelchbau bei dieser letzten Species auf Analogie mit *Cler. Minahassae* hindeutet.

Spaltöffnungen fehlen der Innenseite des Kelches, sowohl von *Cler. Minahassae* wie von *Cl. Thomsonae* und *Cler. splendens*, während sie nur bei *C. disparifolium* vorkommen. Unregelmässig in der Blüthenkronenröhre vertheilte, lufterfüllte Intercellularen kommen bei allen 4 untersuchten Species vor; sie sind aber am Grössten bei *Cler. Minahassae*, welche sich ja im Wasser entwickelt.

Schleim in deutlich wahrnehmbarer Schicht fand ich nur auf der Epidermis von *Clerod. Minahassae.* Allerdings ist auch hier die Schleimschicht nur sehr dünn.

Sowohl die Grösse der Gefässe, wie die Zahl derselben, war bei der im Wasser wachsenden Krone von *Cler. Minah.* gegen meine Erwartung nicht geringer als bei den 3 anderen untersuchten Species. Dieses könnte vielleicht damit zusammenhängen, dass die Corolla dort ziemlich viel Schleim ausscheidet und in Folge dessen trotz ihrer submersen Lebenweise ziemlich grosse Zufuhr von Wasser braucht.

II. ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE UND ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN.

§ 1. Uebersicht der bis jetzt bekannten Wasserkelche.

In der nachstehenden Uebersicht sind die Namen der Autoren, welche die Wasserkelche zuerst beobachtet haben, oder dieselben untersucht haben mit der Literatur angeführt.

Bignoniaceae.

1. *Spathodea campanulata* Beauv. — Treub in Handelingen van het eerste Nederlandsche Natuur- en Geneeskundig Congres gehouden te Amsterdam. Haarlem, Bohn 1888, p. 130; Maandblad voor Natuurwetenschappen 1888; Ann. Jard. bot. Buitenzorg 1889; Vol. VIII, p. 38—46; Kraus in Flora oder Allg. bot. Zeit. Bd. 81 (Ergänzungsbund), p. 435—437; Haberlandt in Sitz. ber. Kais. Acad. Wien. Bd. 103, Abth. 1; Bd. 104, Abth. 1; id. in Phys. Anatomie 1896, p. 425; id. Tropenreise p. 128—129; Koorders Annales Jard. bot. Buitenzorg 1897, Vol. XIV, 2. p. 424.

2. *Parmentiera cerifera* Seem. — Kraus in Flora od. Allg. botan. Zeit. Bd. 81, Ergänzungsband, p. 435—437; Koord. l. c.

3. *Crescentia Cujete* Linn. — Koord. l. c.

4. *Kigelia pinnata* DC. — Koord. l. c.

5. *Heterophragma adenophyllum* Seem. — [? *Dolichandrone adenophylla* Raciborski in Flora od. Allg. botan. Zeit. 1895, Ergänzungsband p. 152]; Koord. l. c.

6. *Stereospermum hypostictum* Miq. — Koord. l. c.

Solanaceae.

7. *Jochroma macrocalyx* Benth. — Lagerheim in Berichte deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 9, Jahrg. 1891, Heft 10.

8. *Juanulloa parasitica* Ruiz. et Pav. — Koord. l. c.

9. *Nicandra physaloides* Gärtn. — (J. Smith) Koord. l. c.

Verbenaceae.

10. *Clerodendron Minahassae* Teysm. et Binn. — Koorders l. c.
11. *Clerodendron splendens* Don. — Koorders l. c.

Scrophulariaceae.

12. *Ilysanthes* (*Bonnaya*) *spec.* — Haberlandt mss.; Koord. l. c.

Zingiberaceae.

13. *Alpinia spec.* — Koord. l. c.

Im Ganzen sind hier also 13 zu 5 Familien gehörenden Species angeführt, deren Blüthenknospen zum Theil oder ganz mit Wasser gefüllt sind.

Auf Grund von untersuchtem Herbarmaterial besitzen nach Raciborski wahrscheinlich die 3 *Bignoniaceae: Markhamia lutea* Seem., *Dolichandrone tomentosa* Seem. und *Heterophragma spec.* (aus dem Herb. Ind. or. Hook & Thoms. Coll. Stock) somit vielleicht auch die *Melastomaceae: Bellucia* et *Myriaspora spec. div.* und *Kibessia echinata* Cogn. Wasserkelche.

Was die *Bignoniaceae* anlangt kommt es mir sehr wahrscheinlich vor, dass bei zahlreichen Species der folgenden Genera: *Amphitecna* Miers., *Zaa* Baill., *Paracolea* Baill., *Phyllocteniu*m Baill., *Enallagma* Baill., *Colea* Boj., *Rhodocolea* Baill., *Siphocolea* Baill., *Phyllarthron* Dc und *Schlegelia*, sowie der zahlreichen Genera von Karl Schumann's Tribus der *Tecomeae* und *Bignonieae* ebenfalls Wasserkelche vorkommen.

Und ich zweifle nicht, dass man auch bei den nahen Verwandten der obengenannten *Verbenaceae*, *Solanaceae*, *Scrophulariaceae* und *Zingiberaceae* und noch bei zahlreichen tropischen Species aus anderen Familien Wasserkelche auffinden wird.

Ich verstehe hier unter „Wasserkelche" solche Blüthenknospen, welche kürzere oder längere Zeit flüssiges, entweder vom Kelch oder von der Corolla ausgeschiedenes, Wasser enthalten. Vielleicht wäre als allgemeiner Name „Wasserknospen" zu empfehlen, weil ja die Corolla bei einigen Species die wassersecernirende und die schützende Rolle des Kelches übernimmt.

Es sei hier hervorgehoben, dass alle bis jetzt bekannten Wasserkelche tropischen Pflanzen angehören.

Wenn ich die Fälle, wo Bracteen durch Wasserausscheidung oder durch Aufbewahrung des Regenwassers oder des Thaues die Geschlechtstheile der Blüthenknospen oder der Blüthen gegen Austrocknung schützen, innerhalb meines Untersuchungskreises hineingezogen hätte, wie anfangs meine Absicht war, dann hätte die Zahl der zu erforschenden Species wenigstens einige Hunderte, vorzugsweise tropische erreicht. Diesen Schluss habe ich ziehen müssen auf Grund der von mir im Botanischen Garten in Buitenzorg angestellten Beobachtungen und besonders auch auf Grund mündlicher, noch nicht publicirter Mittheilungen von Prof. Schimper und Dr. Burck.

---

§ 2. Kelch- und Corolla-verschluss.

Der Verschluss der Kelchspitze bei den Wasserknospen ist in sehr vielen Fällen ein durch verschiedene zweckmässige Einrichtungen ausserordentlich fester, während eine vollkommne Verwachsung der meist sehr kurzen Kelchzipfel in keinem der untersuchten Fälle stattfand. In allen Fällen war jedoch eine freie Communication der Knospenhöhle mit der Aussenluft erhalten geblieben, allerdings bei gewissen Species auf ein Minimum reducirt.

Allgemein ist Cuticularnahtverschluss der Kelchzipfel. Wir finden diesen Verschluss zum Beispiel bei *Clerodendron Minahassae*, *Nicandra physaloides*, *Parmentiera cerifera*, *Crescentia Cujete* und *Spathodea campanulata*, während Zellennahtverschluss bei Knospen von *Juanulloa parasitica* schön ausgebildet ist. Der Kelchverschluss bei *Kigelia pinnata* und *Stereospermum hypostictum* ist nur sehr wenig differenzirt im Vergleich zu den vorher genannten Beispielen. Es findet der Verschluss hier nämlich nur durch Aneinander- oder theilweise Übereinanderlegen der Zipfel statt.

„Languettes" (siehe oben) sind am schönsten ausgebildet bei *Spathodea campanulata*, wo sie combinirt mit festem Zahnnahtverschluss einen prachtvollen Mechanismus herstellen um dem

Ausfliessen von Wasser aus der Kelchhöhle vorzubeugen. Schöne Languettes besitzt auch *Crescentia Cujete* und auch hier sind sie mit Cuticularnaht zum festem Kelchverschluss verbunden.

Die reichlichen Schleimmassen mögen bei *Kigelia pinnata* und bei *Clerodendron Minahassae* zum Dichtkitten der Kelchhöhle-Oeffnungen beitragen. Und vielleicht könnte es sein, dass bei *Stereospermum hypostictum* und *Crescentia Cujete* die Fadenpilzgeflechte, welche hier stets die nach Aussen führenden Kanäle der Kelchhöhle ausfüllen, hinsichtlich des Knospenhöhlenverschlusses auch einige Bedeutung hätten.

Der Corollaverschluss bot im Allgemeinen in den untersuchten Knospen keine besondere Anpassungen dar. Jedoch darf bei *Kigelia pinnata* und bei *Stereospermum hypostictum* das fächerförmig Zusammenfalten der Corollenzipfel wohl als eine zweckmässigere Verschlusseinrichtung betrachtet werden als das einfache Aneinander- oder theilsweise Übereinanderlegen der Zipfel, besonders bei diesen beiden Pflanzen, weil der Kelchverschluss hier auf relativ niederer Stufe steht.

---

§ 3. Dauer und Grösse der Wassersecretion.

Bei der Mehrzahl der Wasserknospen macht sich die Wassersecretion zuerst zur Zeit des Auftretens der Bildungswülste von Corolla und Geschlechtsorgane geltend, und sie erreicht ihren Höhenpunkt kurz bevor die Geschlechtsorgane fertig ausgebildet sind, wenigstens kurz bevor die Pollenkörner fertig sind, und die Samenknospen eine beträchtliche Grösse erreicht haben. Bei den genannten Species findet diese Ausbildung, wie es scheint, in der geschlossenen Knospe, ihren Abschluss. Bei diesen Species ist die Wassersecretion bei geöffneten Blüthen auf ein Minimum reducirt oder sie hat ganz aufgehört. Solches ist z. B. der Fall bei *Parmentiera cerifera* und *Crescentia Cujete.*

Die Wassersecretion dauert auch bei *Jochroma macrocalyx*, nach der Knospenöffnung (nach Lagerheim) noch kräftig fort, sodass bei geöffneten Blüthen der Kelch stets prall mit Wasser gefüllt ist. Nach meinen Untersuchungen dauert die Secretion

bei *Clerodendron Minahassae* und *Juanulloa parasitica* sogar während des Fruchtreifens noch fort. Bei diesen letztgenannten Pflanzen entwickln sich also nicht allein die Geschlechtsorgane fortwährend im Wasser, sondern es reift auch die Frucht in einem wasserführenden Behälter.

Zum Vergleich mit dem hier Mitgetheilten ist folgende, bereits im Jahre 1894 gemachte, aber noch nicht publicirte und mir wohlwollend mitgetheilte Beobachtung von Dr. Burck sehr interessant. Burck fand, dass bei einer bei Buitenzorg häufig wild wachsenden *Aneilema*-Art die Blüthenknospen sich in einem Wasserbade entwickeln, sich während der Blüthe kurze Zeit oberhalb des Wasserspiegels hervorheben um dann sofort nach der Befruchtung sich wieder unter den Wasserspiegel hinab zu senken, wodurch also die Fruchtentwicklung, ebenso wie die Ausbildung der Geschlechtsorgane, sich innerhalb des Wassers vollziehen. Die Bewegungen der Blüthe werden durch Biegung des Blüthenstengels ausgeführt. Das Wasserbad wird hier nicht durch den Kelch hergestellt, sondern durch die Bracteen, welche hier sehr gross bleiben und zu einem kahnähnliches Gebilde verwachsen sind.

---

§ 4. Lebendfärbungsversuche der hydathoden.

Nach dem Vorbild von Pfeffer und von Haberlandt wurde Lebendfärbung angewandt, um die grössere oder geringere Permeabilität der Membranen für Wasser zu untersuchen. Es wurde eine äusserst verdünnte Methylviolettlösung gebraucht und die zu dem Experiment benutzten Wasserkelche wurden vor dem Experimente ihres Wassers durch Anschneiden und Ausschütten entleert und dann etwa eine Viertel- bis eine Halbestunde an einem mässig warmen Orte gelegt, damit das Kelchgewebe Wasser verlieren sollte und infolge dessen die Aufsaugung der Farbstofflösung schneller stattfände. In keinem der Versuche zeigten sich, selbst nicht nach Stunden langem Liegen in der Anilinfarbstoflösung, die Epidermiszellen auch nur im Geringsten im Inneren gefärbt, während mit einer einzigen Ausnahme in allen

Versuchen der Inhalt der Trichomhydathoden mehr oder weniger dunkel gefärbt erschien. Sehr intensiv war die Färbung bei den Corolla- und Kelchhydathoden von *Heterophragma adenophyllum*, *Nicandra physoloides* und bei den Kelchhydathoden von *Spathodea campanulata* und *Clerodendron Minahassae*. Bei *Crescentia Cujete* und *Parmentiera cerifera* waren nicht alle Hydathoden von Kelch und Krone gleich dunkel und einige sogar ungefärbt. Letzteres, dieses ungefärbt Bleiben, sowie das eben erwähnte scheinbar negative Färbungsresultat bei *Kigelia*-Blüthenknospen wird aber zur Genüge erklärt durch die Schleimschicht, welche bei *Kigelia* ausserordentlich dick ist und welche in Folge des Eintroknenlassens der Knospen wohl weniger durchlässig für die Farbstofflösung geworden ist. Bei *Juanulloa*, und *Stereospermum* wurden noch keine Lebendfärbungen ausgeführt.

Es sei hier erwähnt, dass ein von mir ausgeführter Lebendfärbungsversuch mit den grossen Bracteen von *Amherstia nobilis* im Botanischen Garten in Buitenzorg, welche immer in den Morgenstunden zarte Wassertröpfchen auf der Innenseiten zeigen, das Resultat lieferte, dass der Inhalt der zahlreichen, auf der Innenseite dieser Bracteen sitzenden, langen Haare sich bald deutlich tingirte, während die Epidermiszellen ganz ungefärbt blieben.

---

§ 5. Chemische Zusammensetzung des ausgeschiedenen Wassers.

Nur von 5 Species mit Wasserkelchen ist das in der Blüthenknospenhöhle eingeschlossene Wasser genauer chemisch untersucht; und zwar von *Spathodea campanulata*, *Clerodendron Minahassae*, *Juanulloa parasitica*, *Nicandra physaloides* und *Parmentiera cerifera*. Ueber das Wasser der anderen Wasserkelche liegen entweder keine oder nur ganz vereinzelte Notizen vor.

Bei *Spathodea* enthielt das von Dr. Greshoff in Buitenzorg untersuchte Kelchwasser 0.65% feste Stoffe, und 0.48% waren davon Aschenbestandtheile. Letztere bestanden aus Carbonaten, Nitraten und Sulfaten von Kalium, Natrium und Calcium. Das Wasser reagirte alkalisch.

Bei genannter *Clerodendron*-Art fand Dr. Boorsma für das Wasser der Wasserkelche Folgendes (für die Details wird nach der oben vollständig mitgetheilten Analyse verwiesen). Nach Verdunstung blieben 0.7% feste Stoffe zurück, welche nur eine Spur Asche enthalten. Diese Asche besteht aus Kalium- und Calciumcarbonat. Der organische Theil des Verdampfungsrestes ist nicht eiweissartiger Natur, sondern enthält eine Spur einer reducirenden Substanz.

Das Kelchwasser von *Parmentiera* fand Kraus deutlich sauer reagirend in Knospen von 30 mm. Länge, ausgesprochen sauer in solchen von 35 mm. Länge, aber nicht sauer in solchen von 17 mm. Länge. Von mir wurde saure Reaction constatirt für *Crescentia*, *Stereospermum* und *Heterophragma*.

In letzteren 3 Pflanzen wurden, wie auf Grund der sauren Reaction des Wassers zu erwarten war, keine Bacteriencolonien, sondern Fadenpilze in der Kelchhöhle gefunden, während bei *Spathodea campanulata* und *Clerodendron Minahassae*, beide mit deutlich alkalisch reagirendem Wasser, keine Fadenpilze, sondern Bacteriencolonien angetroffen wurden.

Dr. Boorsma fand im Kelchwasser 40—50 mm. langer Knospen bei *Juanulloa parasitica* 3% feste Stoffe, wovon nur eine Spur Asche war; bei *Nicandra physaloides* im Wasser der 10—12 mm. langen Knospen sogar 4% feste Stoffe, wovon $\frac{1}{6}$ Theil Asche; und *Parmentiera cerifera* 2.7% feste Stoffe, wovon 0.75% Asche.

Das Wasser der beiden erstgenannten Knospen fand Dr. Boorsma schwach alkalisch, während bei den letztgenannten kaum eine alkalische Reaction wahrgenommen werden konnte. Letztere Beobachtung stimmt mit der oben besprochenen von Prof. Kraus überein.

Wie von Treub [1]) bereits hervorgehoben worden ist, zeigt die Zusammensetzung des Kelchwassers hinsichtlich des Procentgehaltes an festen Stoffen (Rückstand bei 100° C.) weit mehr Uebereinstimmung mit derjenigen in den Bechern von *Nepen-*

1) l. c. p. 44.

thes, *Sarracenia* und *Cephalotus* ausgeschiedenen Flüssigkeit wie mit derjenigen von gewöhnlichen Laubblättern mittelst Hydathoden ausgeschiedenen Wassers. Enthält doch erstere Flüssigkeit nach VAN TIEGHEM [1]) ungefähr 1% feste Stoffe und das letztere Wasser nach diesem Autor und nach HABERLANDT [2]) 0.007—0.12%, während diese Ziffern für *Spathodea camp.*, *Clerod. Minahassae*, *Nicandra*, *Juanulloa* und *Parmentiera* resp. 0.65%, 0,7%, 4%, 3% und 2.7% betragen.

Wie früher von mir wiederholt gesagt wurde, darf man, auf Grund des üppigen Wachsthums der Bacterien und Fadenpilze im Kelchwasser mit hoher Wahrscheinlichkeit den Schluss ziehen, dass in demselben organische und vielleicht zuckerartige Bestandtheile enthalten sind. Mit anderen Worten es scheint wahrscheinlich, dass die im Inneren der Wasserkelche secernirenden Organe, welche auf Grund der wohl nur minimalen ausgeschiedenen Zuckermengen mit Recht als *Hydathoden* betrachtet werden, in gewisser Hinsicht noch Anknüpfungspunkte an *Nectarien* geben. Und es scheint mir sogar möglich, dass die im Inneren der Blüthenknospen sitzenden Hydathoden sich aus nectar-ausscheidenden Trichomen entwickelt haben, obwohl ich zugeben muss, dass sich für eine entgegengesetzte Auffassung auch etwas anführen lässt. Weil Experimente zur Lösung dieses Problems wohl schwerlich ausgeführt werden können, müssen wir uns hier leider mit der Speculation begnügen. Es sei hier aber noch auf § 9 verwiesen, wo, besonders auf Grund von anatomischen Untersuchungen, auf Uebergänge von Hydathoden in Nectarien einerseits und Schuppen andererseits geschlossen wurde.

§ 6. REDUCTION DER SPALTÖFFNUNGSZAHL IN DEN WASSERKELCHEN.

Bei einigen Wasserkelchen (ich möchte sagen bei den phylogenetisch ältesten) — fehlen die Spaltöffnungen auf der Innen-

1) l. c. (2e edition) p. 338.
2) Phys. Anatomie 2e Ausgabe p. 424.

wand des Kelches vollständig, z. B. bei *Spathodea campanulata* und *Clerodendron Minahassae*, während sie dort, wie erwartet werden darf, auf der Kelchaussenwand in normal grosser Zahl vorkommen. Bei anderen Wasserkelchen hat blos eine sehr starke Reduction der Zahl und späte Ausbildung der Luftspaltöffnungen an der mit dem Wasser in Berührung bleibenden Kelchwand, also an der Innenwand stattgefunden. Diese Reduction der Zahl betrug in keinem der von mir untersuchten Fälle weniger als $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{10}$ der Zahl der Aussenwand-spaltöffnungen.

Bei verschiedenen der untersuchten Species hatte eine ähnliche Reduction der Zahl der Spaltöffnungen oder eine vollständige Unterdrückung der Ausbildung derselben auch bei der ganzen Corolle sich geltend gemacht.

In allen diesen Fällen hat sich also eine Anpassung der vom Wasser umgebenen Blüthentheile gezeigt.

Vielleicht müssen der zuweilen fast äerenchymatische Bau des Kelch- und Kronen-parenchyms, sowie die meist mehr oder weniger reichlich stattfindende Schleimausscheidung im Inneren der Wasserhöhle auch als Anpassungen an das „Wasserleben" der Blüthentheile, speciell von Kelch und Corolle angesehen werden. Für die weiteren Details muss auf die detaillirte Beschreibung der einzelnen Wasserkelche hingewiesen werden.

Die Epidermiszellen der Kelchinnenwand und der Kronaussenwand verschiedener Wasserkelche haben ausnahmslos eine sehr zarte, meist nur 0.3 μ dicke Cuticula, während der nicht cuticularisirte Theil der Aussenmembran meist ziemlich dick ist, nämlich 3—4 μ.

---

§ 7. Schleimbildung.

Bei den in Alcohol conservirten Wasserkelchen liess sich in allen Fällen eine, wenn auch äusserst dünne und nur an einzelnen Stellen wahrnehmbare Schleimschicht auf der Oberfläche der Epidermis der Kelchinnenwand und der Corolle (bei letz-

terer zuweilen, sowohl auf der Aussen- wie auf der Innenwand, beobachten. In den meisten Fällen war die Schicht weniger als 1 μ dick. Bei *Kigelia pinnata* ist jedoch die Dicke der Schleimschicht sehr gross, denn sie hüllt hier alle Kelchinnenwandhydathoden nicht allein ganz ein, sondern wird sogar so dick wie der dritte Theil der Kelchwanddicke.

Nicht immer konnte sicher fest gestellt werden, wo dieser Schleim gebildet wird. In einigen Fällen (z. B. *Parmentiera*, *Crescentia*) wurde die Aussenmembran der beiden Corollawänden und zum Theil der Kelchinnenwand als Ursprung des Schleimes angesehen. In anderen Fällen z. B. bei *Kigelia* und *Clerod. Minahassae* wurde die Möglichkeit angenommen, dass der Schleim zum Theil oder ganz von den Bacterien gebildet sein sollte, die ja bei diesen zwei Species in ungeheuren Colonien im Kelchinneren vorkommen.

Bei *Clerod. Minah.* hat das Kelchwasser der älteren Knospen, sowie der Blüthen und Früchte in Folge des reichen Schleimgehaltes eine schleimige Consistenz.

Die bei den Wasserkelchen allgemein vorkommende Schleimbildung muss vielleicht als eine Anpassung der sich im Wasser entwickelnden Blüthentheile angesehen werden, also als eine Anpassung dieser Organe an das submerse Wasserleben in dem Sinne, wie Goebel die Schleimausscheidung bei Wasserpflanzen gedeutet hat: nämlich „Schutz gegen Eindringen des umgebenden Wassers".

---

§ 8. Das constante Vorkommen von Bacterien oder von Fadenpilzen im Inneren der Wasserkelche.

Höchst merkwürdig ist das constante Vorkommen von Bacterien oder von Fadenpilzen im Inneren des Wasserkelche. Denn in allen von mir untersuchten Knospen fehlten sie nie, und Treub, der die Erscheinung zuerst entdeckte, erwähnt auch für *Spathodea campanulata* dasselbe, während es auf Grund der constatirten normalen Knospenentwicklung bis zur Fruchtreife an-

genommen werden musste, dass das Vorkommen des Spalt- oder des Fadenpilzes, im Inneren der Wasserkelche, keinen Schaden für die Wirthpflanze nach sich sieht. Im Gegentheil hatte es in gewissen Fällen selbst den Anschein, dass hier auch Nutzen für den Wirth, also Symbiose vorliegen könnte, z. B. bei *Crescentia Cujete* und bei *Stereospermum hypostictum* zur Erhöhung des Verschlusses der Kelchhöhle mittelst eines üppigen Pilzhyphengeflechtes in den nach Aussen führenden Kanälen. Weniger einleuchtend war ein Nutzen des Pilzes für die Mutterpflanze bei *Parmentiera cerifera* und *Heterophragma adenophyllum*

Specielle Aufmerksamkeit verdient es auch, dass stets, so weit ich constatiren konnte, nur je eine einzige Pilz-Species, wenigstens nur je eine Fadenpilzspecies bei je einer Wasserkelchspecies vorkommt, während man eher das Entgegengesetzte, nämlich eine Anzahl verschiedener Fungi, in jedem Wasserkelche erwarten dürfte. Eine Erklärung hierfür zu finden ist mir nicht möglich.

Einfacher ist es einzusehen, warum in einzelnen Species nur Bacterien, in anderen nur Fadenpilze vorkommen, denn hier ist die saure oder basische Reaction des ausgeschiedenen Wassers entscheidend. So ist das von Bacterien wimmelnde Kelchwasser von *Spathodea campanutata*, *Clerodendron Minahassae* und *Kigelia pinnata* alcalisch, während das Wasser im Kelche von *Parmentiera cerifera*, *Stereospermum hypostictum* und anderen Species mit Fadenpilzen deutlich sauer reagirt.

Der Modus des Eindringens dieser Pilze in die jungen Knospen ist wohl im Allgemeinen derjenige, welchen Treub [1]) für *Spathodea campanulata* angiebt, aber in einigen Fällen werden die Keime wohl auch eindringen zur Zeit, wo die junge Knospe, noch nicht geschlossen ist.

---

1) l. c. p. 45.

§ 9. Phylogenetischer Zusammenhang der Trichom-Hydathoden, Schuppen, luftererfüllten Haare und der extra-nuptialen Nectarien.

Von Haberlandt [1]) ist gezeigt worden, wie die extranuptialen Nectariën sich aus Hydathoden umgebildet haben und zum Theil auch von Goebel, wie eine derartige Umwandlung von Hydathoden in Digestionsdrüsen bei *Pinguicula* und *Nepenthes* stattgefunden hat.

Haberlandt sagt ferner in seiner klassischen Abhandlung über Hydathoden „Dass die extra nuptialen Nectarien in vielleicht zahlreichen Fällen von Hydathoden abstammen, dürfte kaum zu bezweifeln sein. Ich habe dabei zunächst blos jene Nectarien im Auge, welche aus Gruppen von Keulen- und Schuppenhaaren bestehen, die eine zuckerhaltige Flüssigkeit ausscheiden"... „In wie weit sich andere Bautypen der extranuptialen Nectarien von entsprechend anderen Bautypen der Hydathoden ableiten lassen, bleibt künftigen Untersuchungen [2]) vorbehalten".

In den vorliegenden Untersuchungen sind nun verschiedene Beispiele angeführt, wo die Schuppen und die Schüsselnectarien der Kelchaussenwand, sowie die Kelchinnenwand- und die Corollahydathoden von einem und demselben Typus leicht abzuleiten waren. Als solche Beispiele lernten wir besonders *Crescentia Cujete*, *Parmentiera cerifera*, *Stereospermum hypostictum* und *Kigelia pinnata* kennen. Morphologisch zeigten sich die Schuppen, Hydathoden und Schüsselnectarien bei diesen Wasserkelchen vollkommen gleichartig gebaut. Alle bestehen aus einer grossen Stielzelle, welche mit einem stark verdickten Cuticularring versehen ist und ausserdem aus einer einzigen Schicht mehr oder weniger langgestreckter Köpfchenzellen. In Uebereinstimmung mit ihrer Function geht in den als Schuppen functionirenden

---

1) Sitz. ber. Wien l. c. p. 58.
2) Haberlandt Sitz. l. c. p. 49.

Trichomen das Cytoplasma mit dem Zellkern schnell, nachdem die normale Grösse erreicht ist, verloren, während bei den als Nectarien und als Hydathoden fungirenden Haaren, nachdem dieselben ihre vollkommene Grösse erreicht haben, der Cytoplasmagehalt der secernirenden Köpfchenzellen sogar noch längere Zeit zunimmt. Längere Zeit nachher, während der Secretionsperiode, bleiben diese noch mit lebenskräftig aussehendem Cytoplasma und Zellkern versehen. Bei den Nectarien und den Hydathoden wurde erst dann Desorganisation oder Verschwinden des Zellkernes und des Cytoplasmas constatirt, wenn die Secretion des Wassers resp. des Nectars ihren Höhepunkt erreicht hatte. Für die Septalnectarien wurde dieser allerdings zu erwartende Zusammenhang zwischen den Eigenschaften des Zellkernes und der Grösse der Nectarsecretion durch sorgfältige Beobachtungen und durch zahlreiche Abbildungen von J. Schniewind-Thies [1]) klar gelegt.

Es sei hier hervorgehoben, dass ich diejenigen Trichome, welche ich als Quelle der Wassersecretion im Inneren der untersuchten „Wasserkelche" ansehen musste, deshalb mit dem Namen Hydathoden belegt habe, weil dieser Terminus entschieden am Besten für dieselben passt. Allerdings kann streng genommen gegen denselben vielleicht der Einwand erhoben werden, dass zugleich mit dem im Inneren der Blüthenknospen ausgeschiedenen Wasser stets organische Substanzen ausgeschieden werden, wenn auch in so geringer Menge, dass die chemische Analyse sie in einem Fall (bei *Spathodea*) als fehlend, und die Analyse in einem anderen Fall (bei *Clerodendron Minahassae*) als in winzigen Spuren vertreten bezeichnet. Dieses nimmt aber nicht hinweg, dass gerade durch diesen, wenn auch winzigen Gehalt an nicht unwahrscheinlich zuckerartiger Substanz, die von den Trichomen secernirte Flüssigkeit gewissermassen einen Uebergang zeigt vom Nectar zum echten Hydathodenwasser, wie es aus Laubblättern secernirt wird.

Da nun aber einerseits der Zuckergehalt des im Inneren der

---

1) l. c. tab. 6—8.

Wasserkelche von den Trichomen ausgeschiedenen Wassers bis jetzt nicht durch chemische Analyse mit Sicherkeit nachgewiesen werden konnte und andererseits nur auf Grund des üppigen Pilzwuchses in diesem Wasser, in Zusammenhang *mit anderen Factoren* auf die wahrscheinliche Anwesenheit von Spuren Zucker in demselben geschlossen werden konnte, hoffe ich, dass die Bezeichnung Hydathoden für die genannten Wasserkelchtrichome in dem gegebenen Fall genügend begründet ist. Und ich glaube, dass es praktisch ist den Namen auch zu behalten, wenn später die chemische Analyse die winzigen, von den Trichomen mit dem Wasser ausgeschiedenen Spuren organischer Substanz wirklich als Zucker erkennen möchte. Denn der Character dieser Trichome ist hier doch zweifellos mehr mit demjenigen von Hydathoden als von Nectarien übereinstimmend.

Kurz, es zeigen diese Betrachtungen über die Natur dieser Wasserkelchtrichome deutlich, wie eng Hydathoden und Nectarien mit einander verwandt sind. Die Letzteren unterscheiden sich ja nur dadurch von den Ersteren, dass sie Zucker ausscheiden.

Als Beispiel des Functionswechsels derselben Trichome können die Corollatrichome von *Heterophragma adenophyllum* angeführt werden. Hier fungirten die Trichome in der Jugend, innerhalb der geschlossenen Knospe, als Hydathoden, später nach dem Oeffnen der Blüthe, zeigten sich dieselben plasmaleer und mit Luft gefüllt und dienten also im letzteren Fall nur zum Schutz. Zweifellos werden derartige in der Jugend als Hydathoden, später wohl nur als Transpirationsschutz fungirende Trichome, auch bei vielen anderen Wasserkelch-Species aufgefunden werden. Ein ähnlicher Fall ist von Haberlandt [1]) schon für die Schuppen der Blätter von *Nepenthes* beschrieben.

---

1) Sitzber, l. c. p. 44.

§ 10. Form, grösse, zahl und bau der hydathoden.

Bei allen untersuchten *Bignoniaceae* (*Spathodea*, *Stereospermum*, *Kigelia*, *Crescentia*, *Heterophragma*) haben die Kelchhydathoden und zum grösseren Theil auch die Corollahydathoden eine köpfchenförmige Gestalt, indem einer meist einzelligen Stielzelle ein breites, oben mehr oder weniger abgeflachtes, kissenförmiges vielzelliges Köpfchen aufgesetzt ist. Diese Form kehrt bei den *Verbenaceae*, *Clerodendron Minahassae* und *Clerodendron disparifolium* wieder. Die Corolla bei *Heterophragma* hat jedoch keine Köpfchenhydathoden. Die Trichome sind hier erst fadenförmig, später baumartig verzweigt. Bei *Stereospermum hypostictum* kommen auf der Aussenwand in der Knospe ebenfalls fadenförmige, hier nur kurzlebende, wahrscheinlich als Hydathoden fungirende Trichome vor. Bei den drei untersuchten, zu den *Solanaceae* gehörenden Wasserkelchspecies *Nicandra physaloides*, *Juanulloa parasitica* und (nach Lagerheim) *Jochroma macrocalyx* sind die Hydathoden alle keulenförmig.

Der Durchmesser der Köpfchenhydathoden, beträgt im Durchschnitt 50—60 μ höchstens 120—130 μ. Die Keulenhaare bei *Nicandra* sind ungefähr 50—60 μ lang und 15 μ breit. Die grössten mir bekannten Hydathoden sind diejenigen auf der Corolla von *Crescentia* und *Parmentiera*.

Die Zahl der Hydathoden ist in der Regel in Wasserkelchen eine aussergewöhnlich grosse. Nicht selten findet man mehr als 100 derselben pro Quadratmillimeter, eine Zahl, die deshalb ansehnlich genannt werden muss, weil jedes dieser Hydathodentrichomen häufig 50 μ breit ist und aus 15 oder mehr secernirenden Zellen besteht. Dass in jungen Blüthenknospen die Kelchhydathoden so dicht zusammengedrängt stehen, dass die Ränder derselben einander zum Theil bedecken, ist auch kein seltener Fall. Mann kann dieses z. B. bei *Heterophragma adenophyllum* beobachten.

Wenn wir den Bau der Hydathoden unter allgemeine Ge-

sichtspunkte bringen wollen, so ist es zweckmässig, wenn wir erst den Zellinhalt und dann die Zellwände betrachten.

Die inneren Wände der Hydathoden bestehen ausnahmslos aus einem Gemisch von Cellulose und Pectose oder auch nur aus Cellulose; sie sind nie cuticularisirt. Die äusseren Wände sind aber ausnahmslos bei allen untersuchten Hydathodentrichomen kurz vor und während der Secretionsperiode cuticularisirt. Und hierbei findet sich der merkwürdige Fall, dass, soweit meine Beobachtungen reichen, diese Cuticula während der Secretion *weder zerrissen noch abgestossen* wird, folglich muss nothwendig auf Diffusion durch die Cuticula hindurch geschlossen werden. Und weil nun in den untersuchten Fällen diese Cuticula, wenigstens bei den Hydathoden, eine zwar zarte (ungefähr 0.2—0.3μ dick), aber homogene Structur aufweist, ohne Poren und ohne tüpfelartig verdünnte Stellen, ist es sehr der Mühe werth dieser Wassersecretion einige nähere Aufmerksamkeit zu schenken. Denn in der Literatur sind nur vereinzelt dastehende Beobachtungen über Diffusion von flüssigem Wasser (mit oder ohne Zucker) durch eine homogene, persistente Cuticula hindurch, vorhanden.

Weil es hier ein Punkt allgemeiner Bedeutung, nämlich Ausscheidung flüssigen Wassers durch cuticularisirte Membranen betrifft, erscheint eine etwas detaillirte kritische Besprechung der in der Literatur beschriebenen Fälle erwünscht, und sind ebenfalls einige Betrachtungen über die Natur cuticularisirter Membranen hier am Platz.

---

§ 11. Ueber die Natur der permeabelen Hydathoden- und Nectarien-Cuticula.

Mit Ausnahme der im Folgenden zu citirenden Fälle, wurde denn auch in den häufig da, wo eine wässerige Flüssigkeit (Nectar oder Wasser) durch eine cuticularisirte Membran hindurch noch Aussen befördert wird ein Abheben, Zerreis-

sen [1]), Zersprengen oder sogar eine Verschleimung [2]) der Cuticula (welche ja die Diffusion des Wassers so erheblich erschweren soll) von verschiedenen Forschern, besonders von Haberlandt beobachtet. Bei keiner der von mir beschriebenen Hydathoden fand aber etwas derartiges statt. Im Gegentheil, es zeigten sich die, den bekannten Reagentien gegenüber als Cuticula sich verhaltenden Membranen *permeabel* für Wasser und wie aus der reichlichen Secretion geschlossen werden darf, sogar in hohem Grade permeabel für Wasser.

Dieses die Cuticula betreffende Resultat erhielt ich zuerst vor etwa 1½ Jahren. Meine jetztigen wiederholten Untersuchungen bestätigen vollkommen dieses Resultat, das mit den herrschenden Ansichten über die Durchlässigkeit der Cuticula für flüssiges Wasser und wässerige Lösungen völlig im Widerstreit war.

Eine Durchforschung der Literatur ergab nur einige wenige Angaben bezüglich der Permeabilität der Cuticula. Diese beschränken sich 1) auf einige allgemeine grundlegende Bemerkungen und Wahrnehmungen Pfeffer's (1881), soweit mir bekannt die erste Mittheilung, in welcher gegen die herrschende Ansicht der Undurchlässigkeit der Cuticula für wässerige Lösungen aufgetreten wird; 2) einige detaillirte Beobachtungen von Stadler (1886), verschiedene Species mit permeabeler Cuticula umfassend 3) ein vereinzelt darstehender aber sehr genau untersuchter Fall einer persistenten permeabelen Cuticula einer Species von Haberlandt (1894) und 4) eine noch nicht ausgearbeitete Beobachtung von Schniewind—Thies über 2 Species mit permeabeler Cuticula.

Der Wichtigkeit wegen sei es mir gestattet die hier genannten Beobachtungen folgen zu lassen und als Gegensatz dazu die 2 Jahre vor Pfeffer's Physiologie von W. Behrens ausgesprochene Ansicht über die Permeabilität der Cuticula vorauszuschicken.

---

1) Haberlandt, Sitz. l. c.

2) Schniewind—Thies, l. c. p. 7. — Es scheint mir, dass hier wohl der Fall vorliegen könnte, der von Haberlandt für *Cocculus*-hydathoden beobachtet ist: zersprengen der Cuticula mittelst unterhalb derselben gebildeten Schleimes. M. K.

Behrens [1]) sagt nämlich wohl auf Grund der herrschenden Meinung: „Die Cuticula ist undurchdringlich für Wasser, Gummi, Schleim, zuckerhaltige Flüssigkeiten, u. s. w." Während zwei Jahr später Pfeffer [2]) auf Grund eigener Untersuchungen Folgendes angiebt: „Wie für Wasser sind Cuticula und Kork sicher für viele gelöste Stoffe weniger durchlässig als andere Zellhäute, doch kann man nicht von vornherein behaupten, dass solches auch allgemein zutrifft, und entscheidende Untersuchungen giebt es nicht." ..... „Die Durchlässigkeit so mächtiger Cuticula wie sie die Blätter von *Ilex aquifolium* und *Buxus sempervirens* besitzen, lässt sich sehr einfach demonstriren, indem man auf die spaltöffnungsfreie Oberseite etwas Kochsalz und Zucker bringt und diese Stoffe mit etwas Wasser anfeuchtet. Bei Aufenthalt in einem dampffreien Raume zeigt nach einigen Stunden, sicher im Verlauf eines Tages, die Lösung der genannten Stoffe und die allmählige Vermehrung den diosmotischen Durchtritt von Wasser an. Ein solcher ist auch auf gleiche Weise für die mehrschichtige Korklage der Kartoffel festzustellen. Dieses einfache Experiment ist entscheidender als alle Versuche, welche mit abgetrennten Hautstücken angestellt sind, sei es, dass an diesen die Durchlässigkeit für Wasser durch Druckfiltration oder durch osmotische Wirkungen controlirt wurde."

Stadler [3]) publicirt endlich im Jahre 1886 die nachstehenden Wahrnehmungen. „Meine Beobachtungen über die Secretion des Nectars bei *Lilium auratum* und *L. umbellatum*, *Passiflora coerulea* und *P. coerulea-alata*, *Impatiens*, *Pinguicula*, *Asclepias* und *Diervilla* scheinen mir die Richtigkeit der Pfeffer'schen Ansicht zu unterstützen. Bei den beiden letztgenannten Nectarien ist die Cuticula allerdings zart bis höchstens mittelstark, ja bei den Passifloren wird sie an der für die Secretion wichtigsten Stelle, dem scharf vorspringenden Theil des Ringwulstes,

---

1) Nectarien p. 81 (citirt nach Stadler l. c. p. 73).
2) Pflanzenphysiologie 1881 p. 49.
3) Nectarien p. 74. — Etwas gekürzt von mir citirt. SHK.

nahezu unmerklich. Da sie aber in allen diesen Fällen gleich wie bei *Asclepias* und *Diervilla*, wo sie normale Dicke erlangt, mit Chlorzinkjod eine gelbe bis braungelbe Reaktion ergab, und da ich auch bei einer Vergrösserung bis 1375 (Immersion) bisher nicht das Geringste beobachtet habe, was auf durchlässige Fugen, Unterbrechungen der Cuticula, Verschleimung oder Zerreissung derselben hindeutete, so muss ich annehmen, dass unter Umständen Cuticularbildungen, welche bereits die Korkreaction ergeben, noch für Zuckersäfte (und Schleime — *Pinguicula*) durchlässig sein können. Ich verhalte mich diesem Ergebniss gegenüber, das mich selbst nicht wenig frappirte, so sceptisch als nur möglich; bis ich aber eines Uebersehens in der Beobachtung oder eines Irrthums in der Deutung des Gesehenen überwiesen bin, muss ich an demselben festhalten."

Der Werth dieser Beobachtungen ist zweifellos gross und die Vorsicht, mit welcher die Schlussfolgerung betreffs der Durchlässigkeit cuticularisirter Membranen mitgetheilt wird sehr kennzeichnend für die damals, also vor 10 Jahren noch herrschende Ansicht über die Permeabilität der Cuticula.

Haberlandt hat, wie er in seiner Hydathoden-Arbeit [1]) sagt, sich nur bei *Bignonia brasiliensis* Lam. eingehender mit der Beschaffenheit der für Wasser permeabelen Aussenwände der Schuppe beschäftigt. „Zunächst konnte festgestellt werden, dass die Cuticula, welche die Schuppe überzieht, die Farbenreactionen und Tinctionseigenthümlichkeiten der gewöhnlichen Cuticula zeigt. Nach Behandlung mit conc. Schwefelsäure löste sich die Cuticula der Epidermis sammt der cutinisirten Aussenwand des Stieles und der Cuticula der Schuppe von dem verquellenden Gewebe ab..... Wenn die aus Alcoholmaterial angefertigten Schnitte direct mit Schwefelsäure behandelt wurden, so blieb die Cuticula der Schuppe gerade so ungelöst zurück, wie jene der Epidermis. Wenn aber die Schnitte vorher einige Tage lang in der Javelleschen Lauge lagen, dann wurde die Cuticula

1) Sitz. ber. l. c. p. 41.

der Schuppe von schwach verdünnter Schwefelsäure allmählich gelöst, wobei die Lösung am Scheitel begann und successive gegen den Rand zu fortschritt. Die Cuticula der Epidermis blieb nach wie vor ungelöst. Aus dieser Thatsache geht also hervor, dass die Cuticula der Schuppe in chemischer Hinsicht doch ein von der gewöhnlichen Cuticula abweichendes Verhalten zeigt, womit wohl ihre erhöhte Permeabilität für Wasser zusammenhängt. Worin dieser Unterschied besteht, vermag ich allerdings nicht anzugeben."

Schniewind-Thies [1]) fand neuerdings, dass „die Rinnenzellen der Septalnectarien von *Aloë vera* und *Polygonatum multiflorum* von einer kräftigen Cuticula bedeckt sind, welche weder zur Zeit der Höhe der Secretion, noch nach beendeter Sekretion, wenn das Perigon verwelkt herabhängt, die geringste Veränderung zeigt." Es diffundiren hier also Flüssigkeiten durch die Cuticula hindurch. „Auf jeden Fall ist jedoch die Secretionsthätigkeit der Rinnenzellen von *Aloë* und *Polygonatum* schwach."

Zuletzt steht mir ausser den eigenen Beobachtungen noch eine Wahrnehmung zur Verfügung, welche ich einer mündlichen Mittheilung von Prof. Schimper verdanke. Schimper fand vor einigen Jahren die extranuptialen Nectarien bei der brasilianischen *Cassia neglecta* stets von einer starken Cuticula bedeckt, obgleich eine lebhafte Nectarsecretion constatirt werden konnte. Näher wurde aber von S. nicht auf die Sache eingegangen.

Endlich kommen noch hierzu meine eigenen Beobachtungen über eine, für Wasser und wässerige Flüssigkeiten leicht permeabele, während der Secretion persistente, Cuticula. Ich fand solche sowohl bei Corolla- wie bei Kelchhydathoden und Schüsselnectarien und zwar bei allen der Untersuchung unterworfenen Pflanzen. Die Hydathodencuticula zeigte sich ausnahmslos als eine zarte, kaum 0.2—0.3 μ dicke Blase ohne Poren und ohne Tüpfel oder Risse. Diese Cuticula zeigte in den untersuchten Fällen die Eigenschaft mit verschiedenen Reagentien z. B. mit Chlorzinkjod stärker zu quellen

---

1) l. c. p. 7.

in der Richtung der Fläche, als wie senkrecht auf diese Richtung, und viel stärker wie die übrigen darunterliegenden Membranen. Diese Cuticularblase zeigt sich also sehr dehnbar und in Folge dessen ist dieselbe während der Secretion mehr oder (häufig) weniger von den secernirenden Zellen abgehoben, was wohl durch den Druck der ausgeschiedenen Flüssigkeit verursacht sein mag. Die Cuticula der Schüsselnectarien zeigte sich, soweit sie einer genaueren Untersuchung mit Immersion unterworfen wurde, — und solches geschah bei *Parmentiera cerifera* und *Crescentia Cujete* —, mit tüpfelartigen verdünnten aber nicht perforirten Stellen versehen. Diese Tüpfel fanden sich nur in derjenigen Cuticula, durch welche die Nectarsecretion stattfindet, also in der oberen Cuticula. Dort ist aber die ganze Cuticula mit diesen Tüpfelkanälen versehen. Den übrigen, auch cuticularisirten Seitenwänden des Schüsselnectariums fehlen sie, wie ja solches erwartet werden konnte, ganz. Die für Nectar permeabele Cuticula dieser Nectarien ist etwa 10—12 mal dicker, als diejenige der von mir untersuchten Trichomhydathoden, nämlich 3—4 μ. Die tüpfelartig verdünnten Stellen jedoch, welche zweifellos zum Durchlass des Nectars dienen, haben wenig mehr wie ein Zehntel dieser Dicke, also 0.3—0.4 μ.

In den von mir untersuchten Fällen hatte die für Wasser (resp. zuckerhaltiges Wasser) leicht permeabele Cuticula der Wasser und der Nectar ausscheidenden Organe keine grössere Dicke wie 0.3—0.4 μ.

Dass jedoch selbst eine viel dickere Cuticula für wässerige Flüssigkeiten sich durchlässig, wenn auch vielleicht nur schwer durchlässig zeigen kann, hat das oben citirte Experiment von Pfeffer mit *Buxus*-Blättern deutlich hervortreten lassen.

Ich möchte hier aber betonen, dass entscheidende vergleichende Untersuchungen über die diosmotischen Eigenschaften der cuticularisirten und verkorkten Membranen jetzt noch ebenso gut fehlen als wie vor 10 Jahren, wo Pfeffer auf diese Lücke hinwies. Denn die bis jetzt publicirten, mir zugänglichen und u. a. in Haberlandt's Physiologie zusammengefassten Beiträge zur Kenntniss der geringen Durchlässigkeit der cuticularisirten und ver-

korkten Membranen enthalten keine vergleichenden Angaben; es finden sich auch da keine Zahlen [1]), aus welchen der *Unterschied* [2]) hervorgeht. Haberlandt selbst [3]) giebt an, dass diese Zahlen für einen genauen Vergleich nicht brauchbar seien, weil aus den bekannten Transpirationsversuchen mit geschälten und ungeschälten Kartoffeln, Aepfeln u. s. w. und mit Blättern deren Epidermis mittelst eines Scalpelles entfernt war, kein Schluss auf den hemmenden Einfluss der Epidermis, beziehungsweise deren Aussenwandungen auf die Transpiration gezogen werden kann. In diesen Versuchen wird ja doch nur die Transpiration einiger intact gelassen Pflanzentheile verglichen mit derjenigen einiger mit Messer oder Scalpell derartig verletzten Theile, dass das Protoplasma bei diesen letzteren an vielen Stellen beschädigt und unbeschützt an der Oberfläche der zum Experimente gebrauchten Pflanzentheile zu liegen kommt. Man darf aus diesen vielfach citirten Versuchen von Boussinggault, Just, Nägeli, Eder, u. a. also keinen entscheidenden Schluss ziehen hinsichtlich der verschiedenen diosmotischen Eigenschaften von cuticularisirten und verkorkten mit anderen Membranen.

Hätte man bei diesen Versuchen das Protoplasma getötet, wie dies Haberlandt [4]) z. B. bei seinen Blatt-Transpirationsexperimenten gemacht hat, so wären die erhalten Zahlen sehr werthvoll. Es scheint aber, dass man nicht daran gedacht hat, den Einfluss des lebenden Protoplasmas auszuschliessen. Wenigstens geht solches aus der mir zugänglichen Literatur nicht hervor.

Wenn nun aber auch die mehrgenannten Zahlen bis jetzt fehlen, und wenn die vor etwa einem Jahrzehnt noch gültige Ansicht der Undurchlässigkeit von Cuticula und Kork sich als unrichtig erwiesen hat, so darf doch auf Grund der zahlreichen eingehenden, anatomisch-physiologischen und physiologisch-pflanzengeographischer Untersuchungen vieler hervorragender Forscher als sicher angenommen werden, dass im Allgemeinen

---

1) Physiologie p. 97, 119—121
2) Physiol. p. 94—98
3) Physiol. p. 143—145.
4) Physiol. p. 97.

nen cuticularisirte und verkorkte Membranen weniger durchlässig sind für Wasser und andere Stoffe als andere Zellwände.

Dem gegenüber steht aber die im letzten Decennium gefundene Thatsache, aus welcher hervorgeht, dass es Zellwände giebt, welche die üblichen Reactionen und Tinctionseigenthümlichkeiten cuticularisirter Membranen zeigen und von welchen angenommen werden muss, dass sie leicht permeabel sind für Wasser (und Zuckerlösung), weil sie gerade diejenigen Organe (Hydathoden und Nectarien) umhüllen, welchen die Secretion der Flüssigkeiten zugetheilt ist.

Ob wir hier mit einer besonderen Modification der Cuticula zu thun haben, werden specielle, zweifellos mühevolle Untersuchungen ausweisen müssen. Solches ist aus verschiedenen Gründen nicht unmöglich. Denn ebenso gut, wie es erst in letzter Zeit gelungen ist, in den früher als nur aus Cellulose bestehenden Membranen Pectose und Callose aufzufinden und über die Unterschiede von Cuticula und Kork — ersteres besonders durch Mangin [1]), letzteres besonders durch Van Wisselingh [2]) — nähere chemische Kenntniss zu erhalten, ebenso gut wird es vielleicht später durch verbesserte Untersuchungsmethoden gelingen in den jetzt nur als Cuticula bezeichneten Membranen zwei oder mehr ebenso verschiedene Stoffe zu entdecken, wie es Cellulose, Callose und Pectose resp. die Pectinverbindungen sind.

Sowohl die auffallend verschiedenen physicalischen Eigenschaften der Cuticula verschiedener Pflanzen so wie verschiedene Angaben in der Literatur, sprechen auch für diese Hypothese der polymorphen Natur desjenigen Stoffes, den wir jetzt mit dem Namen Cuticula bezeichnen.

Ich will nur eine Angabe herausnehmen und zwar aus der neuen Ausgabe von Strasburger's Handbuch der mikroskopischen Technik (Botan. Pract.). Strasburger sagt nämlich: „Durch die relativ leichte Löslichkeit in Chromsäure weicht die Exine bei

---

1) Mangin l. c.
2) Van Wisselingh l. c.

Hemerocallis fulva von den verkorkten Lamellen der Zellhäute, der Cuticula und den cutinisirten Zellmembranen meist ab, doch ist sie dem Suberin und Cutin nahe verwandt. Wir bezeichnen sie daher, so lange nicht eingehende Untersuchungen über ihre chemische Natur vorliegen, als cutinisirt"..... „In den cutinisirten Häuten der Pollenkörner und Sporen liegen jedenfalls verschiedene Modificationen einer Substanz vor, die im Allgemeinen so wie verkorkte und cutinisirte Membranen reagirt." [1])

---

§ 12. Biologische Bemerkungen über die Wasserkelche.

Experimente über die Bedeutung der Flüssigkeit im Inneren der Wasserkelche fehlen bis jetzt; mit Ausnahme von *Nicandra physaloides*. Hier aber befanden sich die Versuchspflanzen nicht in ganz normalen Bedingungen.

Ansichten über die Bedeutung, über den Nutzen des „Kelchwassers" sind erst von Treub für *Spathodea campanulata* und nachher von Lagerheim für *Jochroma macrocalyx* auf Grund eines genaueren Studiums der Knospenentwicklung und des Knospenbaues aufgestellt worden. Beide Forscher stimmen in ihrer Ansicht darin überein, dass sie in dem constanten Vorkommen des Wassers im Inneren der geschlossenen Knospe eine Schutzeinrichtung gegen Austrocknung in Folge zu starker Insolation sehen. Auch ich schliesse mich dieser Erklärung für die Knospen beider Pflanzen ganz an. Ich will hier aber erwähnen, dass ich in Bonn bei *Nicandra physaloides* versucht habe durch vorsichtiges Abzapfen des Kelchwassers diese Ansicht auch für diese Pflanze zu begründen. Nun sind allerdings die Blüthenknospen denen ich das Wasser entnommen hatte innerhalb einiger Tage ganz verwelkt und zu Grunde gegangen. Leider war die Zahl der für das Experiment brauchbaren Pflanzen gering und es liess sich daher aus dem Versuch kein sicherer Schluss

---

1) l. c. p. 527

ziehen. Ich hoffe bald diese Versuche zu wiederholen.

Bei *Spathodea* reisst nach dem Oeffnen der Knospe der Kelch ein, und die Blüthe entwickelt sich weiter „ohne" Kelchwasser. Anders verhält sich die Sache aber bei *Jochroma macrocalyx*, *Clerodendron Minahassae*, *Juanulloa parasitica* und *Nicandra physaloides*. Bei ersterer Pflanze bleibt nach Lagerheim bis zum Abfallen der Blüthe der Kelch prall mit Wasser gefüllt. Und ich fand, dass bei *Cler.* und der zweiten und dritten Species solches auch nach dem Abfallen der Corolla, fast bis zur Fruchtreife der Fall ist. Infolge dessen entwickeln sich bei diesen Arten nicht allein die Geschlechtsorgane, sondern auch die jungen Früchte in einem Wasserbade. Und es kommt mir vor, dass auch hier Schutz gegen Austrocknung bezweckt wird, ebenso wie bei der Knospe. Nach Lagerheim soll aber das Wasser bei *Jochroma* während der Blüthezeit den Zweck haben, die Colibris abzuhalten, durch Aufschlitzen der Basis der Corolla, den Nectar zu stehlen der reichlich, am Grunde des Fruchtknotens, ausgeschieden wird.

Lagerheim stützt seine Behauptung durch die Mittheilung, dass er oft Löcher im Kelch, aber niemals ein Loch in der Krone fand und dass die einzigen Bestäubungsvermittler die Colibris sind. Wenn sich das Loch im Kelch aber nicht bald füllt — und dieses wird von *L.* nicht berichtet — dann findet der folgende Colibri den Kelch trocken und den illegitimen Weg zum Honig ebenso frei, wie wenn nie Wasser im Kelch gewesen wäre. Diese Erklärung leuchtet mir deshalb nicht ganz ein, und es kommt mir wahrscheinlicher vor, dass, wenn wirklich hier ein derartiger Schutz vorliegt, dieser nur ein secundärer ist, und Schutz gegen Austrocknung der Hauptzweck ist. Allerdings muss ich zugeben, dass ich bei *Clerodendron Minahassae*, wo auch die Blüthenkronenröhre ausserordentlich lang ist und sich auch am Grunde des Fruchtknotens ein Nectarium befindet (— der Nectarausscheidung habe ich leider noch keine Aufmerksamkeit gewidmet —) ebenfalls von mir sehr häufig eine grosse Anzahl allerdings meist nicht bis ins Innere durchdringender, und

grössentheils wieder verwachsener Löcher beobachtet habe, und dass auch hier bei diesem *Clerodendron* nie ein Loch in der Corollenröhre gefunden wurde. Die Löcher sahen ausserdem wirklich aus, wie wenn sie von Hummeln (*Bombus*), also von bekannten Nectardieben, gemacht worden wären. Es kann also sein, dass auch bei dieser Celebischen Pflanze ein ähnlicher Fall secundären Schutzes vorliegt wie bei *Jochroma*. Ich muss aber hinzufügen, dass ich weder bei *Juanulloa* noch bei *Nicandra* etwas ähnliches wahrgenommen habe.

Dass auch bei den anderen von mir untersuchten Wasserkelchen, *Heterophragma*, *Crescentia*, *Parmentiera* und *Stereospermum* der Schutz der Geschlechtsorgane gegen Austrocknen in Folge zu starker Transpiration (sei es auch nicht in Folge directer Insolation) wohl der Hauptzweck sein wird, welchen die Pflanze durch das constante Vorkommen von Wasser in den Blüthenknospen erstrebt, scheint mir auf Grund der chemischen Kelch-Wasseranalysen und der Untersuchung des anatomischen Knospenbaues und der Knospenentwicklung höchst wahrscheinlich.

III. BENUTZTE LITERATUR.

A. Original-Untersuchungen über Wasserkelche.

Kraus (Gregor.), Wasserhaltige Kelche bei *Parmentiera cerifera* Seem. in Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung, Bd. 81, p. 435—437.

Lagerheim, zur Biologie der *Iochroma macrocalyx* Benth. in Berichte deutsch, bot. Gesellsch. Bd. 9, Jahrg. 1891 p. 348—351.

Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen in Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung, 1895. Ergänzungsband.

Treub over *Spathodea campanulata*: in Handelingen van het eerste Natuurkundig en Geneeskundig Congres gehouden te Amsterdam, 1888, Haarlem, Bohn, p. 130; — in Maandblad voor Natuurwetenschappen, 1888; — in Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Vol. VIII (1889) p. 38—46.

B. Die Literatur mit Ausschluss der genannten Original-Untersuchungen.

Behrens (I.), Ueber einige aetherisches Oel secernirende Hautdrüsen in Berichte der Deutschen bot. Gesellsch. Bd. IV, p. 400—404.

Engler und Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien.

Goebel (K.), Pflanzenbiologische Schilderungen.

Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 2e Auflage 1897.

—— Ueber Bau und Function der Hydathoden (mit 1 Tafel) in Berichte d. Deutsch bot. Gesellsch. Bd. XII.

—— Ueber wassersecernirende und absorbirende Organe in Sitzungsberichte d. Kais. Academie d. Wiss. in Wien, Abth. I. Bd. 103, 1894 p. 489—538, 3 Tafeln; Abth. II, Bd. 104, 1895, p. 55—116 mit 4 Tafeln.

—— Eine botanische Tropenreise.

—— Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887.

Koorders en Valeton, Bijdragen tot de kennis der boomsoorten van Java (Additamenta ad cognitionem Florae Javae) in Mededeelingen van 's Lands Plantentuin te Buitenzorg.

Keller (R.), Biologische Studien; über die Anpassungfähigkeit phanerogamischer Landpflanzen an das Leben im Wasser in Biol. Centralblatt, 1897, N°. 3 p. 99—113. (Der 2e Theil der Studien ist noch nicht erschienen).

Mangin, Recherches anatomiques sur la distribution des composés pectiques chez les végétaux, Paris, 1893 und in Journal de botanique, 1893.

Moll, Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern in Verslagen en Meded. Koninkl. Akademie d. Wetensch. te Amsterdam, Afd. Natuurkunde 1880, p. 237—337.

Nestler (A.), Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern in Sitzber. Kaiserl. Akad. in Wien, Bd. 105, 9. Juli 1896.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2 Bände 1881.

Strasburger (E.), Das botanische Prakticum oder Handbuch der mikroskopischen Technik, Jena, 1897, 3e Auflage.

—— Wirkungsweise der Kerne und die Zellgrösse; histologische Beiträge V Heft, 1893.

—— Noll, Schenk und Schimper, Lehrbuch der Botanik, 2e Auflage, 1895.

Stadler (S.), Beiträge zur Kenntniss der Nectarien und der Biologie der Blüthen, Berlin, 1886.

Schimper, (A. F. W.), Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Heft 1. Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika, 1888.

Schenck, Das Aerenchym in Pringsheim's Jahrb. Bd. 20, 1889.

Schniewind-Thies (J.), Beiträge zur Kenntniss der Septalnectarien, Jena 1897.

Wisselingh (van), Sur la lamelle subéreuse et la subérine in Archives neerlandaises, T. 26, 1893, T. 28, 1897.

Tieghem (van), Traité de botanique 2e Edition, 1891.

Wunschmann, Ueber die Gattung Nepenthes, Berlin, 1872.

Zimmermann (A.), Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. 1896.

—— Die botanische Mikrotechnik, 1892.

ERKLARUNG DER TAFELN [1]).

TAFEL I. (XXI).

Clerodendron Minahassae.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Blüthenknospe (natürl. Grösse).

Fig. 2. N°. 1 ungefähr 24 mal.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine etwas ältere Blüthenknospe (nat. Grösse).

Fig. 4. N°. 3 (etwa 6 mal vergrössert).

Fig. 5. Längsschnitt durch eine äusserst junge Blüthenknospe (24 mal).

Fig. 6. Blüthe (nat. Gr.).

Fig. 7. Blüthenknospe; Seitenansicht (nat. Gr.).

Fig. 8. Blüthenknospe; Längsschnitt (nat. Gr.).

Fig. 9. Längsschnitt durch den Basaltheil einer Blûthe (nat. Gr.).

Fig. 10. Wie N°. 8 (nat. Gr.).

Fig. 11. Junge Blüthenknospe; Seitenansicht (nat. Gr.).

Fig. 12. Seitenansicht einer fast reifen, vom Kelch umhüllten Frucht (nat. Gr.).

Fig. 13. Längsschnitt durch N°. 12 (nat. Gr.).

Fig. 14. Reife Frucht; von dem aufgesprungenen Kelch umgeben (nat. Gr.).

Fig. 15. Lebendfärbung mit Methylviolett. Oberflächenansicht der Kelchinnenwand einer Blüthe. Nur die Hydathoden haben den Farbstoff aufgenommen (90 mal).

Fig. 16—17. Oberflächenschnitt (N°. 16) der Kelchinnenwand einer Blüthe nach Behandlung mit Chlorzinkjod. Die Epidermis schimmert, obwohl von der gelblich gefärbten Cuticula bedeckt, dunkelviolett durch. In N°. 17 ist die sammt den Hydathoden losgelöste Cuticula abgebildet (90 mal).

Fig. 18. Oberflächenschnitt (wie in N°. 16) nach Doppelfärbung mit Safranin und Böhmersch-Haematoxylin. Auch hier schimmert die violette Farbe der epidermalen und subepidermalen Zellen durch, obwohl dieselben von der schwach röthlich gefärbten Cuticula bedeckt sind (90 mal).

Fig. 19. Der Kelch einer jungen Blüthenknospe von oben gesehen, um den Zickzack-Verschluss der Zipfel zu zeigen (schwach vergrössert und schematisirt).

TAFEL II. (XXII).

Clerodendron Minahassae.

Fig. 20. Optischer Längsschnitt durch eine Trichomhydathode der Innenwand des Kelches einer Blüthe, in Chlorzinkjod beobachtet (1200 mal).

Fig. 21. Optischer Längsschnitt durch den Basaltheil derselben (N°. 22) bei höherer Einstellung der Mikrometerschraube. Die Aussenwand der Stielzelle ist in der Zeichnung

1) Mit Ausnahme der Figuren 6, 7, 12 und 14 welche von Herrn CALLMAN nach MIQUEL copirt wurden, sind *alle* Abbildungen von mir nach der Natur angefertigt.

schwarz (in Wirklichkeit gelbbraun) angegeben). Die übrigen Farben naturgetreu. In Chlorzinkjod (1200 mal).

Fig. 22. Etwas schiefer Längsschnitt durch Hydathode und Epidermis der Innenwand des Kelches einer Blüthe, wodurch nur der grösste Theil der vorderen Hälfte ersterer sichtbar ist (450 mal).

Fig. 23. Hydathode und Epidermis der Kelchinnenwand einer Blüthe, von oben gesehen. Die Stielzelle ist in der Zeichnung weggelassen (450 mal).

Fig. 24—28. Optische Längsschnitte durch sehr junge, sich bildende Hydathoden an der Kelchinnenwand einer 5 mm. langen Blüthenknospe (300 mal).

Fig. 29—30. Zwei derselben nach Methylgrün-Fuchsin-Tinction und nach sehr starkem Auswaschen des Farbstoffes (800 mal).

Fig. 31. Längsschnitt durch Hydathode, Epidermis und das subepidermale Gewebe der Innenwand des Kelches einer Blüthe. In der Zeichnung ist nur das Protoplasma roth angegeben. Färbung mit Congoroth (200 mal).

Fig. 32. Längsschnitt durch Hydathode und Zellwand der Innenseite des Kelches einer 5 mm. langen Blüthenknospe. Tinction mit Fuchsinmethylgrün (600 mal).

Fig. 33. Optischer Längsschnitt durch die Hälfte einer Hydathode an der Innenwand des Kelches einer Blüthe (1300 mal).

Fig. 34. Optischer Längsschnitt durch den Kelchzipfelrand einer älteren Blüthenknospe (400 mal).

Fig. 35. Zellkerne der Kelchinnenwand-Hydathoden (*k—p*) und der Epidermis (*a—j*) von 5 mm. langen Blüthenknospen (*a—h*; *k—o*) von einer aufgesprungenen Frucht (*p*). (Alle 1000 mal vergr.).

Fig. 36—37. Ansicht zweier Kelchinnenwand hydathoden einer Blüthe von oben (450 mal).

Fig. 38. Optischer Querschnitt einer wie in 36—37 abgebildeten Hydathode zum Hervorheben der Stielzellen (450 mal).

Fig. 39. Querschnitt durch den Basal-Theil eines Kelchzipfels einer Blüthe nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure (7 mal).

Fig. 40. Cuticula der Epidermis mit Hydathoden eines mit concentrirten Schwefelsäure behandelten Oberflächenschnittes der Innenwand einer Blüthe. Obenansicht, etwas von der Seite (70 mal).

Fig. 41. Seitenansicht einer losgerissenen Hydathode von N⁰. 40.

Fig. 41*a*. Seitenansicht einer Hydathode, an derer Basis noch ein Theil der epidermalen Cuticula festsitzt. Sonst wie N⁰. 40 (100 mal).

Fig. 42. Nectariumartiges Trichom der *Aussen*wand des Kelches einer Blüthe (600 mal).

Fig. 43. Optischer Längsschnitt durch Hydathode und Epidermis der Innenwand des Blüthenkelches nach 2-tägigem Liegen in Eau de Javelle und nachfolgender Tinction mit Gentianalösung (500 mal).

Fig. 44. Hydathode nach Behandlung mit conc. Schwefelsäure. Die Protoplasten der Fusszellen und der Köpfchenzellen sind noch zu sehen und in Zusammenhang geblieben (120 mal).

TAFEL III. (XXIII).

Parmentiera cerifera.

Fig. 45 und **46** Junge Blüthenknospen. Seitenansicht. Nahe der Spitze sind einige Schüsselnectarien zu sehen (natürl. Grösse).

Fig. 47. Spitze des Kelches einer eben geöffneten Blüthenknospe. Aussenansicht ($\frac{5}{1}$).

Fig. 48. Spathenartig aufgespaltener Kelch einer eben geöffneten Knospe (natürl. Grösse).

Fig. 49 (*a*, *b*). Oben-ansicht (*a*, *b*) von den Schüsselnectarien einer Blüthenknospe ($\frac{1\,0}{1}$).

Fig. 50. Blüthenknospe; kurz vor dem

Oeffnen. Seitenansicht. Drei Schüsselnectarien sind sichtbar ($\frac{1}{1}$).

Fig. 51 und **52**. Zwei nicht ganz mediane Längsschnitte durch dieselbe Blüthenknospe ($\frac{3}{1}$).

Fig. 53. Fast medianer Längsschnitt durch eine etwas ältere Blüthenknospe ($\frac{3}{1}$).

Fig. 53*a*. Querschnitt durch die Kelchspitze der in Fig. 53 abgebildeten Knospe, und zwar gerade dort, wo der mit Wasser gefüllte und mit Trichomhydathoden ausgekleidete Hohlraum anfängt. Zwei derselben sind durch den Schnitt schief getroffen worden ($\frac{1\,1\,0}{1}$).

Fig. 54. Längsschnitt durch Kelch und Corolla einer sehr jungen Blüthenknospe. Die breiten Gefassbündel sind durch breite schwarze Striche angedeutet ($\frac{2\,3}{1}$).

Fig. 55. Querschnitt durch die scheinbar geschlossene Kelchspitze einer sehr jungen Blüthenknospe. Die 5 sich berührenden, aber nicht verwachsenen Kelchzipfel sind deutlich zu sehen und auch die Rinne, wo beim Oeffnen der Knospe nachher das Einreissen stattfindet ($\frac{1\,1\,0}{1}$).

Fig. 56. Längsschnitt durch die Kelchspitze einer älteren Blüthenknospe. Ein Theil der Berührungsflächen der Kelchzipfel ist als Zickzacklinie sichtbar ($\frac{2\,3}{1}$).

Fig 57. Ineinandergreifende Cuticularfalten im Medianschnitt aus Fig. 56; in Chlorzinkjod beobachtet. Der dicke, durch das Reagens gelbbraun gefärbte, Membrantheil ist hell grau gezeichnet ($\frac{4\,8\,0}{1}$).

Fig. 58. Berührungsflächen dreier Kelchzipfel aus Fig. 55 ($\frac{4\,8\,0}{1}$).

Fig. 59. Querschnitt durch die Mitte des Kelchtubus (etwa $\frac{3\,0}{1}$).

Fig. 60. Die Rinne von Fig. 59, längs welcher das spathaartige Einreissen des Kelches stattfindet ($\frac{4\,8\,0}{1}$).

Fig. 61. Längsschnitt durch ein Schüsselnectarium und die äussere Hälfte der Kelchwand einer älteren Blüthenknospe. Die aussergewöhnlich Grösse der Stielzelle ist auffallend ($\frac{8\,0}{1}$).

Fig. 62. Schuppe der Kelchaussenwand; Obenansicht ($\frac{3\,6\,0}{1}$).

Fig. 63. Medianer Längsschnitt durch ein Schüsselnectarium und Kelchaussenwand einer jungen Blüthenknospe. In Chlorzinkjod ($\frac{4\,8\,0}{1}$).

Fig. 64. Wie Fig. 63. Das Nectarium liegt aber weniger eingesenkt. Der Zellinhalt ist weggelassen ($\frac{1\,1\,0}{1}$).

Fig. 65. Junge Kelchaussenwandschuppe in optischem Längsschnitt, nahe der Spitze der Blüthenknospe sitzend ($\frac{4\,8\,0}{1}$).

Fig. 66 und **67.** In gleicher Vergrösserung gezeichnete Zellkerne der Stielzelle (Fig. 66) und der Köpfchenzelle (Fig. 67) eines ausgebildeten Schüsselnectariums ($\frac{8\,3\,3}{1}$).

TAFEL IV. (XXIV).

Parmentiera cerifera.

Fig. 68. Oberflächenansicht der Innenkelchwand einer Blüthenknospe. Ein sich verzweigender Gefässbündelstrang ist dunkelgrau gezeichnet. Eau de Javelle-präparat ($\frac{9\,0}{1}$).

Fig. 69 Dicker Längsschnitt des Blüthenknospenkelches nach vorhergehender Behandlung mit Eau de Javelle in concentrirter Schwefelsäure beobachtet. Nur die Cuticula der beiden Kelchwände, ein Theil des Gefässbündels, die Schuppe und die zahlreichen Trichomhydathoden sind übrig geblieben. Alle anderen Zellwände sind vernichtet worden ($\frac{1\,1\,1}{1}$).

Fig. 70 und **71.** Sich bildende, sehr junge Trichomhydathoden der Kelchinnenwand in fast concentrirter Schwefelsäure beobachtet ($\frac{4\,3\,0}{1}$).

Fig. 72. Ausgebildete Kelchinnenwandtrichomhydathode einer Blüthenknospe im optischen Längsschnitt, nach vorheriger Eau de Javelle-Behandlung ($\frac{4\,3\,0}{1}$).

Fig. 73. Junge Kelchinnenwand-Trichomhydathode. Die Farben sind in der Zeichnung genau so wiedergegeben wie im Originalpräparat. Dasselbe ist mit den Farben der Kerne, der Membranen und des Plasmas der Fall in den Figuren

76 und 83—86. Die schöne Kerntinction hatte sich im Alcoholmateriale ohne Zufügung eines speciellen Färbungsmittels eingestellt. Man vergleiche hierüber den Text ($\frac{480}{1}$).

Fig. 74. Optischer Längsschnitt durch den unteren Theil einer jungen Kelchtrichomhydathode und durch die Kelchinnenwand-Epidermis ($\frac{480}{1}$).

Fig. 75. Wie Fig. 74; aber mit abnormer (getheilter) Stielzelle ($\frac{480}{1}$).

Fig. 76. Optischer Längsschnitt durch Kelchinnenwandepidermis und ausgebildete Trichomhydathode. In Chlorzinkjod beobachtet. Die Aussenmembran der Epidermis ist stark geschwollen, die übrigen Membranen nur wenig ($\frac{480}{1}$).

Fig. 77. 78 und **79**. Kelchinnenwandtrichomhydathoden älterer Blüthenknospen. N⁰. 77 in Chlorsinkjod, 78 und 79 in Glycerin beobachtet; Fig. 78 Optischer Querschnitt auf der Höhe des Oberen Randes des Stielzellen-Cuticular-Ringes; Fig. 79 Obenansicht und Fig. 77 optischer Querschnitt zwischen den Schnitten 79 und 77 ($\frac{480}{1}$).

Fig. 80 und **81**. Kelch-Trichomhydathoden nach längerer Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure. Die Trichome sind von der epidermalen Cuticula losgerissen worden ($\frac{480}{1}$).

Fig. 82. Längsschnitt durch ein eben sich bildendes Corollatrichom. Die Kerne der Stielzelle und der Fusszelle liegen ausserhalb des Schnittes ($\frac{480}{1}$).

Fig. 83—86. Corolla-Trichomhydathoden von Blüthenknospen. Die Farben sind so genau als möglich wieder gegeben. Die schönen Farbendifferenzirungen waren ohne specielle Tinctionsmittel am den Parafin-Mikrotomschnitten des Alcoholmaterials in Canadabalsam zu sehen. Fig. 83 Querschnitt und Fig. 84—85 Längsschnitte durch ausgebildete Trichome; Fig. 86 Längsschnitt durch ein halb ausgebildetes Trichom (Fig. 83 $\frac{249}{1}$, Fig. 84—86 $\frac{180}{1}$).

Fig 87. Längsschnitt durch einen Theil der Innen-Corollawand und der Aussen-Antherenwand. Nach 12-stündigem Liegen in Chlorzinkjod sind die Schnitte ausgewaschen und dann erst mit wässeriger Safranin-Lösung einige Stunden behandelt und nachher mit Anilinblau. Für die scharfen Farbendifferenzen und die in der Zeichnung angedeuteten der Corollaepidermis anhaftenden Organismen sehe man den Text ($\frac{480}{1}$).

TAFEL V. (XXV).

Crescentia Cujete.

Fig. 88. Blüthenknospe im Längsschnitt. Bei *a* drei Schüsselnectarien. Bei *b* die Languettes. Verg. $\frac{5}{1}$.

Fig. 89. Die Spitze der Blüthenknospe *b* der Fig. 88. Bei *p* sind die Pilzhyphen zu sehen, welche den Raum zwischen den Kelchzipfeln ausfüllen, und welche zwischen den Languettes hervortretend sich pinselartig in den Wasserraum des Kelches ausbreiten. Vergr. $\frac{33}{1}$.

Fig. 90. Blüthenknospe mit zahlreichen Schüsselnectarien, von der Seite gesehen. Natürl. Grösse.

Fig. 91. Schiefer Querschnitt durch die Spitze einer jungen Blüthenknospe. Der ganze Raum zwischen den Kelchzipfeln ist von dem pseudoparenchymatischen Pilzhyphengeflecht *p* ausgefüllt. Vergr. $\frac{90}{1}$.

Fig. 91*a*. Schiefer Querschnitt durch den unteren Theil der Kelchspitze und zwar dort, wo die Languettes inserirt sind. Der Innenraum zwischen den Zipfeln und Languettes ist wieder mit querangeschnittenem Pilzhyphenknäuel *p* zum grössten Theil ausgefüllt. Vergr. $\frac{90}{1}$.

Fig. 92. Etwa 0.002 mm. dicker Längsschnitt durch zwei Köpfchenzellen eines Schüsselnectariums einer Knospe. In Chlorzinkjod beobachtet. Die tüpfelartig-verdünnten Stellen der dicken Cuticula befinden sich nur an der oberen (secernirenden) Seite des Nectariums. Vergr. $\frac{1130}{1}$ (Immersion).

Fig. 93. Schiefer, etwa 0.002 mm. dicker Oberflächenschnitt durch diejenige Cuticula der Köpfchenzellen eines

Schüsselnectariums, durch welche die Nectarsecretion nach Aussen stattfindet. Die verdünnten Membranstellen heben sich deutlich gegen den übrigen dickeren Theil der Wand ab. In Chlorzinkjod beobachtet. Vergr. $\frac{1\,1\,3\,0}{1}$ (Immersion).

Fig. 94. Das secernirende Köpfchen einer Blüthenknospen-Kelchinnenwandhydathode in Chlorzinkjod, von oben gesehen, nachdem dasselbe mittels Eau de Javelle duchscheinend gemacht ist. Die homogene, äusserst zarte, gelb gefärbte, abgehobene, aber nicht zerrissene Cuticularhülle umgibt schweinsblasenähnlich den vielzelligen, nicht cuticularisirten, violetten inneren Theil des Köpfchens. Vergr. $\frac{5\,0\,0}{1}$.

Fig. 94*a*. Längsschnitt durch die Kelchaussenwand mit secernirenden Schüsselnectarium nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure. Auffallend ist die grosse Zartheit der epidermalen Cuticula im Vergleich mit der überall dicken Cuticula des Schüsselnectariums und ganz besonders mit den Seitenwänden der Nectarium-Stielzelle. Von der oberen Wand des Nectariums hängen die cuticularisirten oberen Theile der Seitenwände der Köpfchenzellen im inneren Nectariumraum herunter. Vergr. $\frac{2\,5\,0}{1}$.

Heterophragma adenophyllum.

Fig. 95. Nicht medianer Längsschnitt durch eine junge Blüthenknospe, derart, dass die Corolla nicht getroffen ist. Letztere befindet sich am Boden der innen dicht mit Hydathoden bedeckten Kelchhöhle. Die kugelige Corolla noch ohne Trichome. Die Kelchaussenwand dicht mit baumartigen lufterfüllten Haaren bedeckt. Vergr. $\frac{8}{1}$.

Fig. 96. Querschnitt durch den mittleren Theil des Tubus einer Corolla aus einer 7 mm. langen Knospe, wie dieselbe in Fig. 103 abgebildet ist, also einer etwas älteren Knospe wie in Fig. 95, denn die Trichome (*a*) auf der Aussenseite der 2 mm. langen kugeligen Corolla fangen hier an sich zu bilden. Verg. $\frac{2\,3}{1}$.

Fig. 97—100. Entwicklung der Corolla-Trichomhydathoden aus einer Epidermiszelle. Alle dem Präparate der Figur 101 entnommen. Vergr. $\frac{3\,7\,3}{1}$.

Fig. 101. Längsschnitt durch die kugelige Corolla der Fig. 103. Die Stamina und das Ovarium schief angeschnitten. Die in Fig. 97—100 vergrössert abgebildeten Trichome sind mit *a* in der Fig. 101 angedeutet; und die Corollenzipfel mit *b*. Vergr. $\frac{2\,3}{1}$.

Fig. 102. Stück eines baumartig verzweigten lufterfüllten Haares der Kelchaussenwand derselben Knospe, welcher die in Fig. 97—100 abgebildeten Corollen-Trichome entnommen sind. Vergr. $\frac{3\,7\,3}{1}$.

Fig. 103. Knospenlängsschnitt. Vergr. $\frac{6}{1}$.

Fig. 104, 105, 107, 108. Querschnitt durch die Spitze verschiedener Blüthenknospen. In Fig. 104 sind die Haare auf der Kelchaussenwand weggelassen. Vergr. $\frac{2\,3}{1}$.

Fig 106. Längsschnitt durch die Kelchspitze. Die Haare der Kelchaussenwand sind weggelassen. Vergr. $\frac{2\,3}{1}$.

Fig. 109. Die wattenpropfähnliche Languette von Fig. 108 stärker vergrössert. Die meisten der lufterfüllten Haare (*a*) sind vom Messer quer angeschnitten worden. Vergr. $\frac{9\,0}{1}$.

TAFEL VI. (XXVI).

Heterophragma adenophyllum.

Fig. 110. Querschnitt durch eine junge Blüthenknospe nach Lebenfärbung mit Methylviolett. Etwas schematisirt. Nur die Hydathoden haben den Farbstoff aufgenommen und sind dunkelviolett (in der Tafel dunkelblau) tingirt. Vergr. $\frac{6}{1}$ (Etwas schematisirt).

Fig. 111. Eine der Kelchhydathoden mit einem Theil der Epidermis aus der in Fig. 110 abgebildeten Knospe. Die Epidermis ist ganz farblos geblieben. Vergr. $\frac{4\,0}{1}$

Juanulloa parasitica.

Fig. 112. Blüthenknospe in nicht medianem Längsschnitt. Natürl. Grösse.

Fig. 112*a*. Querschnitt durch den oberen Theil der Spitze der in Fig. 112 abgebildeten Knospen. Mit Fuchsin-Iodgrün gefärbt. Der Zellennahtverschluss der 5 Kelchzipfel ist sehr deutlich. Vergr. $\frac{50}{1}$.

Fig. 113. Querschnitt durch den unteren Theil der Knospenspitze der Fig. 112. Die mit Wasser gefüllte Raum ist blau. Die als Hydathoden fungirenden Kelchpapillen und Trichome sind schwarz. Vergr. $\frac{30}{1}$.

Fig. 114. Seitenansicht einer älteren Blüthenknospe. Ein Kelchblatt ist entfernt, um die 5-seitig-prismatische, röhrig-geschlossene Corolla und den, theilweise mit Wasser (in der Zeichnung blau) gefüllten, inneren Kelchraum zu zeigen. Natürl. Grösse.

Fig. 115. Obenansicht der Kelchinnenwand-Epidermis mit einer darauf sitzenden Hydathode einer etwa 20 mm. langen Blüthenknospe, nach Tinction mit Pikrin-Anilinblau. Vergr. $\frac{169}{1}$.

Fig. 116. Wie Fig. 115 aber Verg. $\frac{500}{1}$.

Fig. 117. Sehr junge Trichomhydathode aus der Kelchinnenwand der Spitze einer in Fig. 112 abgebildeten Knospe. Vergr. $\frac{373}{1}$.

Fig. 118. Die Stelle *b* des Kelches der Fig. 113 stärker vergrössert. Tinction: Fuchsin-Iodgrün. Vergr. $\frac{500}{1}$.

Fig. 119. Querschnitt durch den unteren Theil einer etwa 20 mm. langen Blüthenknospe. Hier fehlen auf dem Kelche die Trichom-Hydathoden ganz. Dagegen ist die Aussenseite der Corolla jetzt mit papillösen und zu Trichomen ausgewachsenen, Wasser secernirenden Epidermiszellen bedeckt. Die Gefässbündel, welche besonders im Kelch auffallend zahlreich sind, sind durch schwarze Punkte, das ausgeschiedene Wasser durch Blau angedeutet. Der Pollen im Inneren der 5 Antheren ist noch nicht fertig ausgebildet. Im Centrum ist der Stylus sichtbar. Vergr. $\frac{6}{1}$.

Fig. 120. Ein Theil der Aussenseite der Corolla der Fig. 119 stärker vergrössert, um die eigenthümlich differenzirte Epidermis deutlicher zu zeigen. Verg. $\frac{196}{1}$.

Fig. 121. Theil eines Querschnittes nahe der äussersten Spitze des Kelches einer in Fig. 112 abgebildeten Blüthenknospe. Mit Fuchsin-Iodgrün gefärbt. In dem einen Kelchzipfel sieht man zwei Spiralgefässe, in dem anderen eins. Vergr. $\frac{196}{1}$.

Fig. 122. Innenwand des Kelches aus Fig. 121 stärker vergrössert. Tinction: Safranin in schwach mit Essigsäure angesäuertem Wasser. Die hier schwach grau gefärbten Membranen und Membrantheile waren infolge von Pectin-Reichthum orange gefärbt, während die zarte, hier als schwarze Linie angedeutete Cuticula schön kirschroth war. Das Cytoplasma schwach röthlich und die Kerne schön rosa. Vergr. $\frac{500}{1}$.

Fig. 123. Oberflächenansicht eines mit Eeau de Javelle durchscheinend gemachten mehrzelligen Oberflächenschnittes der Kelch-Innenwand einer in Fig. 116 abgebildeten Knospe. Infolge der Behandlung mit Safranin in schwach saurer Lösung treten die Idioblasten durch dunkel kirschrothe Farbe scharf hervor gegen die orange getärbten, den Idioblast umgebenden Kelchparenchymzellen. Der Idioblast ist hier dunkeler gezeichnet. Vergr. $\frac{110}{1}$.

Fig. 124. Mit Eau de Javelle durchscheinend gemachter und mit Safranin gefärbter Oberflächenschnitt (Obenansicht) der Kelchinnenwand einer älteren Knospe (wie in Fig. 114 abgebildet) und aus der Mitte des Kelchtubus, im Winkel einer der Kelchleisten. Aus einer der Epidermiszellen erheben sich zwei Papillen. Vergr. $\frac{500}{1}$.

Kigelia pinnata.

Fig. 125. Kelchhydathode von der Kelchinnenwand einer jungen Blüthenknospe. Vergr. $\frac{535}{1}$.

Fig. 126. Querschnitt durch die Spitze der jungen Blüthenknospe. Es sind in Folge der Krümmung der Knos-

penspitze blos drei der Kelchblätter getroffen. Vergr. $\frac{2}{1}\frac{3}{}$

Fig. 127. Schematisirter Längsschnitt durch eine alte Blüthen Knospe. *k* = Kelch; *c* = Corolla. Nat. Gr.

Fig. 128. Querschnitt durch eine junge Blüthenknospe, Nur der Kelch mit denTrichomhydathoden und mit der ausserordentlich dicken Schleimmasse ist abgebildet. *s* = Schleim mit zahllosen Bacterien; *w* = Kelchwasser. Vergr. $\frac{2}{1}\frac{3}{}$

TAFEL VII. (XXVII).

Stereospermum hypostictum.

Fig. 129. Junge, wasserhaltige Blüthenknospe von der Seite gesehen. Der Kelch vorn weggeschnitten. Im Grunde der Kelchcalyptra sitzt die junge Corolla mit Stamina und Ovarium. Natürl. Grösze.

Fig. 130—131. Längsschnitte durch zwei sehr junge Knospen. Der Kelch ist aussen und innen mit zahlreichen Köpfchenhydathoden besetzt. Das reichverzweigte Pilzmycelium *p*, welches überall auf der Kelchoberfläche umherkriecht, ist in diesen Figuren und in Fig. 132—133 roth gereichnet, während es in den Originalpräparaten durch Methylenblautinction schön dunkelblau gefärbt ist. Vergr. $\frac{7}{1}\frac{0}{}$.

Fig 132. Dicker Längsschnitt durch eine ältere Knospe. Die Corolla zeigt noch keine Trichombildung. Vergr. $\frac{4}{1}\frac{1}{}$.

Fig. 133. Etwas ältere Knospe, als die welche in Fig. 132 abgebildet ist. Die Corolla hat an Grösse sehr zugenommen und zeigt stellenweise Anfang der Trichombildung (*t*); sie hat sich jedoch oben noch nicht geschlossen; *n* = ein Schüsselnectarium; *p* = Pilzmycelium. Vergr. $\frac{2}{1}\frac{3}{}$.

Fig. 134. Seitenansicht einer fast ausgewachsenen Knospe; kurz vor dem scheidenartigen Aufreissen des Kelches. Letzterer aussen dicht beschuppt und mit zahlreichen Schüsselnectarien (*n*), innen dicht mit Köpfchenhydathoden bedeckt (Natürl. Grösze).

Fig. 135 Längsschnitt durch eine Knospe wie sie in Fig. 134 abgebildet ist. Die Corollenzipfel bei *f* fächerförmig zusammengefaltet und einen Verschluss der Blüthenkronenröhre darstellend. Letztere sowohl wie die Zipfel innen, jetzt (aber nicht bei viel jüngeren Blüthenknospen) mit zahlreichen Köpfchentrichomen bedeckt. Die Corolla aussen mit einzelnen Trichomen. Am Grunde der Filamente je ein Büschel mit langgestielten Köpfchenhaaren. *N* = Kissenförmiger Discus. Die Trichome sind der Deutlichkeit wegen etwas zu gross gezeichnet. Vergr. $\frac{3}{1}$.

Kigelia pinnata.

(Vergl. auch Fig. 125—128 der Tafel VI).

Fig. 136. Längsschnitt durch sehr junge Knospe. Corolla ganz ohne Trichome. Kelch innen und aussen dicht mit Köpfchenhydathoden bedeckt. s = Schleimschicht mit Bacteriencolonien. Vergr. $\frac{6}{1}$.

Fig. 137. Querschnitt durch eine ältere Blüthenknospe. *K* = Kelch; aussen und besonders innen dicht mit Köpfchenhaaren bedeckt; *c* = die wellenförmig gefaltete Corollenröhre, welche innen und aussen sehr reichliche Trichombildung zeigt. In der Zeichnung sind diese Haarbildungen der Deutlichkeit wegen weggelassen. *s* = Bacterien-Schleimschicht an der Kelchinnenwand: *st* = Stylus; *a* = Antheren. Natürl. Grösse.

Spathodea campanulata.

Fig. 138, 139. Querschnitte der Kelchzipfel durch den oberen Theil der Kelchspitze einer jungen Knospe Der Cuticularnahtverschluss der Kelchzipfel ist durch Schraffirung angedeutet. Vergr. $\frac{2}{1}\frac{3}{}$.

Fig. 140—143. Querschnitte durch den unteren Theil der Kelchspitze. Nur die Kelchinnenwand und die Kelchzipfel sind gezeichnet. Der Cuticularnahtverschluss ist in Fig. 142 durch Schraffirung und in den Figuren 140 und 141 durch dunkele

Striche angedeutet. In fig. 142 findet Anfang der Languettetrennung statt. Fig. 140, 141 und 143, 23 mal und Fig. 142 90 mal vergrösszert.

Fig. 144. Schematische Darstellung des Verschlussmechanismus der Kelchspitze einer mit Wasser gefüllten Knospe.

Fig 145. Cuticularnaht der einander berührenden Kelchzipfelwände. Vergr. $\frac{660}{1}$.

Nicandra physaloides.

Fig. 145*a*. Junge Blüthenknospe von der Seite gesehen. Vergr. $\frac{3}{1}$.

Fig. 146. Längsschnitt durch eine mit Wasser gefüllte Blüthenknospe; etwas schematisirt; *c* = Corolla; *a* = Antheren; *f* = Fruchtknoten. Die Keulentrichome sind schwarz und das Wasser hellblau gezeichnet. Vergr. $\frac{8}{1}$.

Fig. 147. Querschnitt durch den oberen Theil des Kelches einer 3 mm. langen Blüthenknospe. Vergr. $\frac{3}{1}$.

Fig. 148. Querschnitt durch die Spitze einer 3 mm. langen Blüthenknospe, um den Zellennaht- (*z*) verschluss zu zeigen. Die Gefässbündel (*g*) sind durch Kreise angegeben. Vergr. $\frac{23}{1}$.

Fig. 149. Die in Folge längerer Einwirkung concentrirter Schwefelsäure vom unterliegendem Gewebe losgerissene epidermale Cuticula der Kelchinnenwand einer Blüthenknospe mit den fest daran anhaftenden Tichomhydathoden. Die Aussenwand letzterer ist wie die epidermale Cuticula intact geblieben. Vergr. $\frac{100}{1}$.

Fig. 150. Querschnitt durch die Innenwand des Kelches einer älteren Blüthenknospe mit wachsähnlichen Körnchen auf der sehr zarten epidermalen Cuticula. Vergr. $\frac{500}{1}$.

Fig. 151. Die dicke, an einer Stelle verdünnte Aussenwand der Epidermis von Fig. 150 stärker vergrössert ($\frac{1130}{1}$).

Fig. 152. Längsschnitt durch die Kelchinnenwand einer jungen Blüthenknospe nach Behandlung mit Jodium. Die dunkelbraunen Farben sind hier durch schwarze und graue Farben wiedergegeben. Vergr. $\frac{350}{1}$.

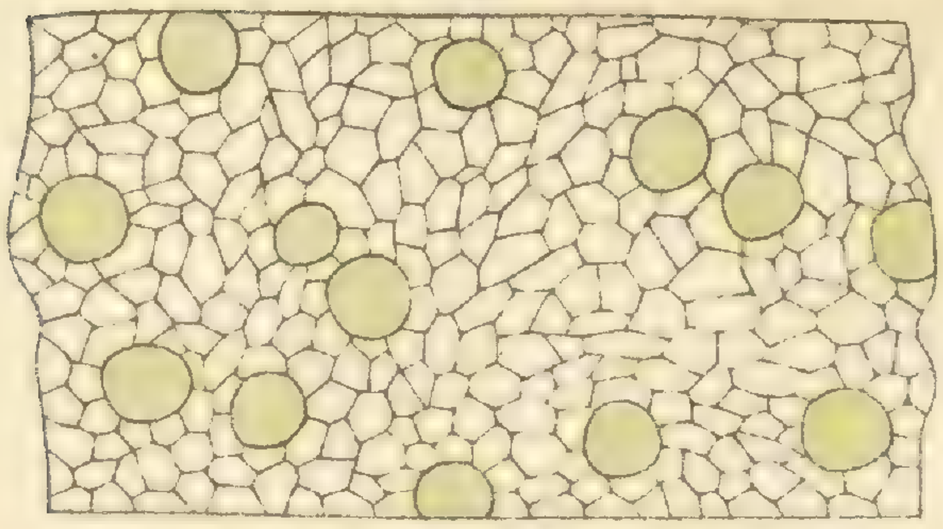
Fig. 153. Die epidermale Membran der Kelchinnenwand mit einer noch lebenden Trichomhydathode. Vergr. $\frac{650}{1}$

Fig. 154. Längsschnitt durch die Kelchinnenwand mit einer Trichomhydathode. Der Zellinhalt ist in der Zeichnung weggelassen. Vergr. $\frac{535}{1}$.

BERICHTIGUNGEN.

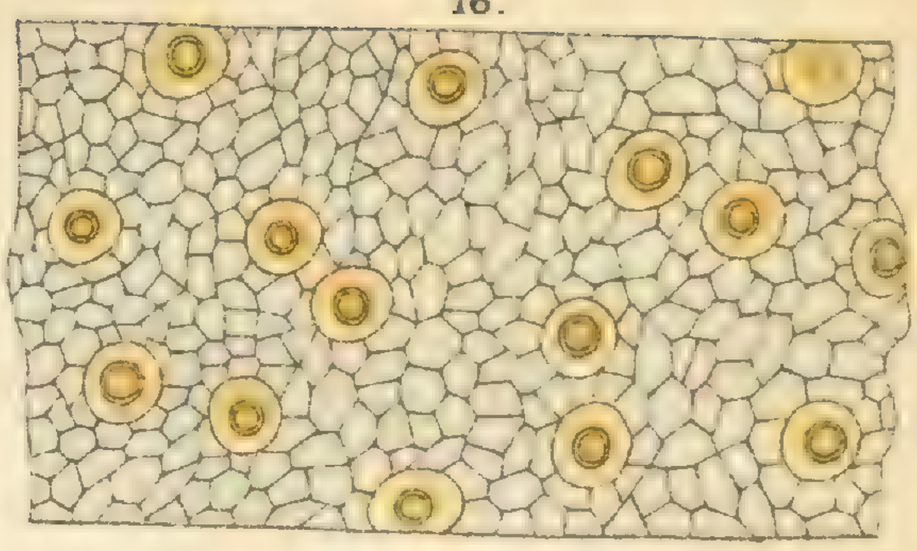
S. 354, Z. 10 v. u., *statt* Greorg *lies* Gregor.
„ 355, „ 14 „ „ *streiche* nun.
„ 358, „ 2 „ o., *lies* sind.
„ 361, „ 17 „ u., *lies* gezogen als die übrigen.
„ 364, „ 10 „ „ *streiche* sie.
„ 365, „ 3 „ o., *lies* abgespült.
„ 366, „ 2 „ „ *lies* das.
„ 366, „ 14 „ „ *streiche* ist.
„ 366, „ 16 „ „ *lies* geringer ist.
„ 374, „ 14 „ „ *lies* Zweigenden.
„ 384, „ 8 „ u., *lies* Androeceum.
„ 385, „ 15 „ o., *lies* Krone.
„ 387, „ 12 „ „ *streiche* daraus.
„ 388, „ 12 „ „ *lies* äusserst zartes schweinsblasenähnliches.
„ 389, „ 7 „ „ *lies* verdickten.
„ 391, „ 5 „ „ *lies* gelatinöses.
„ 392, „ 15 „ „ *lies* Sumpfpflanzen.
„ 394, „ 14 „ u., *lies* Atmosphaere.
„ 396, „ 4 „ o., *lies* gramm.
„ 401, „ 22 „ „ *lies* gelatinös.
„ 403, „ 22—23 v. o., *statt* cellulosen Wände *lies* Cellulosewände.
„ 406, „ 9 v. u., *streiche* nur.
„ 407, „ 15 „ o., *lies* Wurstbaum.
„ 409, „ 8 „ u., *streiche das Komma.*
„ 411, „ 23—24 v. o., *lies* kleiner.
„ 412, „ 6 v. o., *lies* rings um die.
„ 413, „ 11 „ „ *statt* beantworten *lies* geben.
„ 413, „ 12 „ „ *streiche* an.
„ 413, „ 14 „ „ *lies* wieder von sehr zarter.
„ 416, „ 11 „ „ *lies* Filamente.

15.



2.

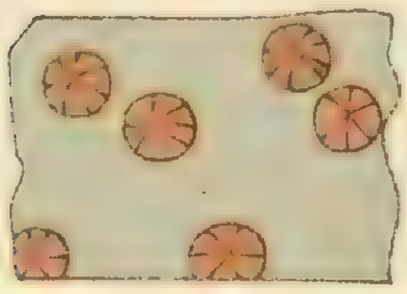
16.



12.

17.

18.



1.

6.

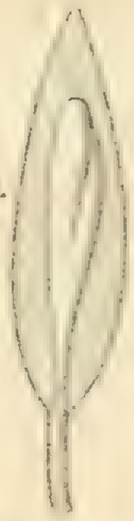
13.

8.

5.

7.

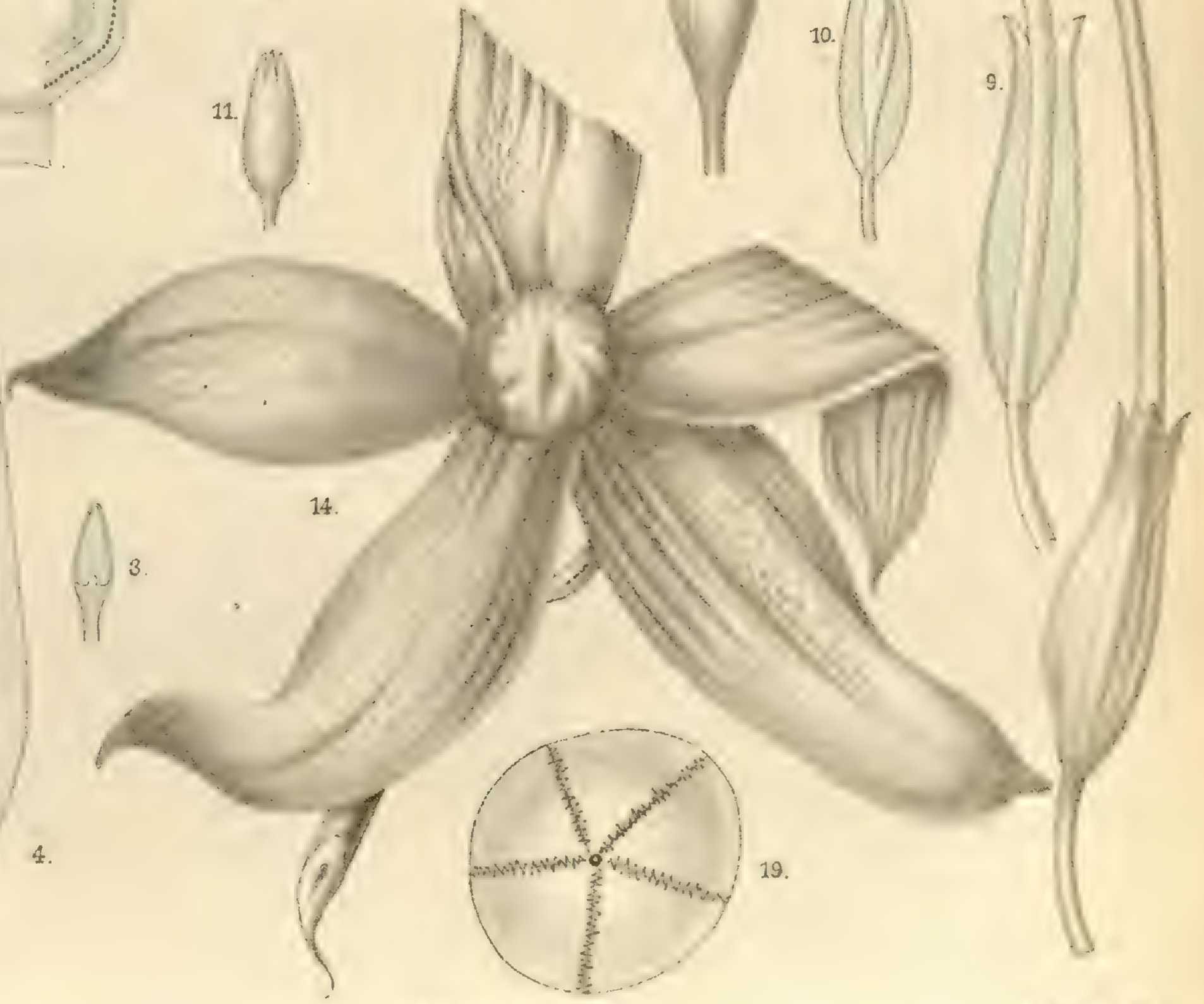
10.



9.

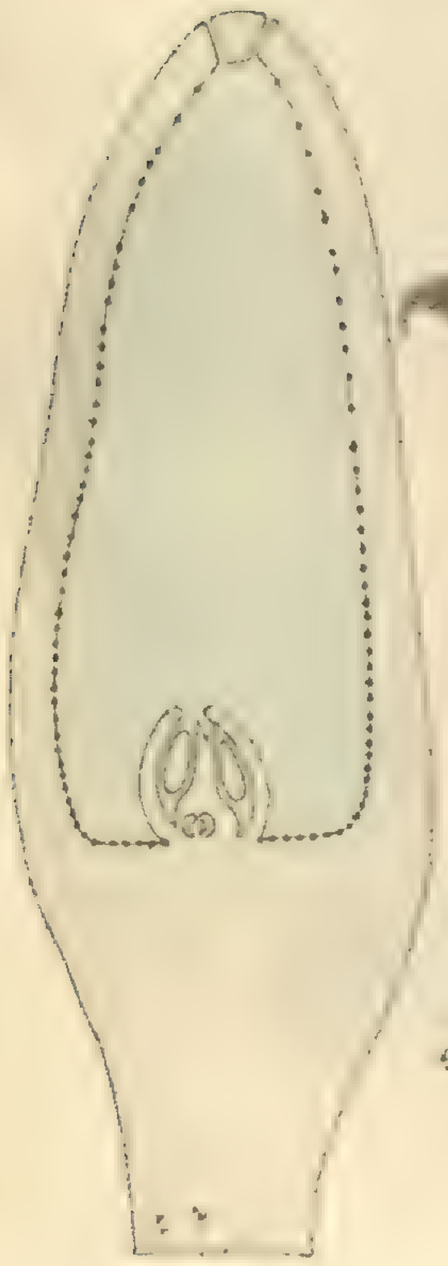
11.

14.



3.

4.



19.

Koorders del.

P.W.M. Trap impr.

A.J.J. Wendel lith.

20.

21.

22.

23.

24.

25.

26.

27.

28.

29.

30.

31.

32.

33.

34.

35.

36.

37.

38.

39.

40.

41.

41a.

42.

43.

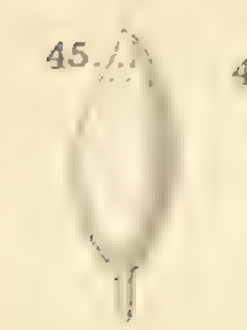
44.

a b c d e f g h i j k l m n o p

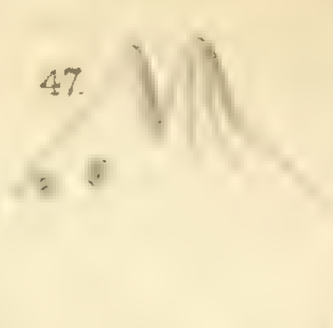
Koorders del

P.W.M. Trap impr

A.d.J. Wendel lith.

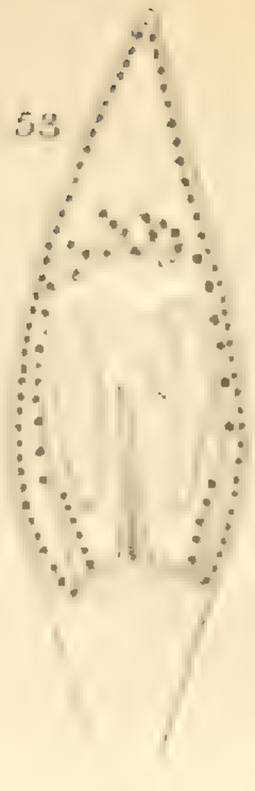

45.

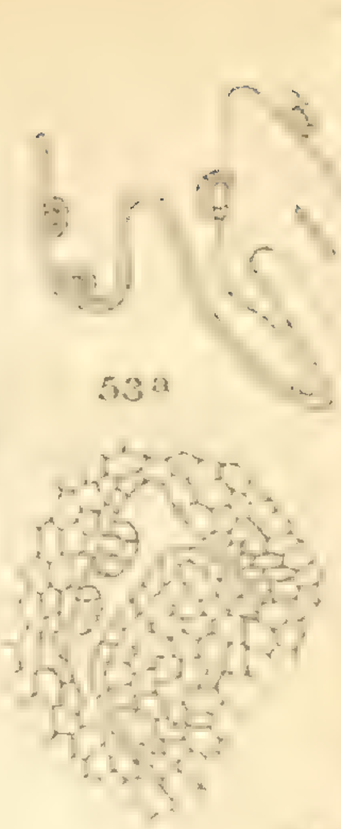
46.


47.

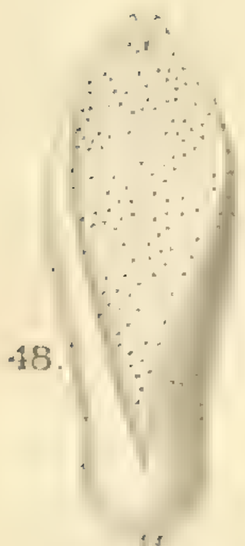
51

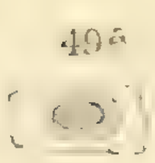
52.


53

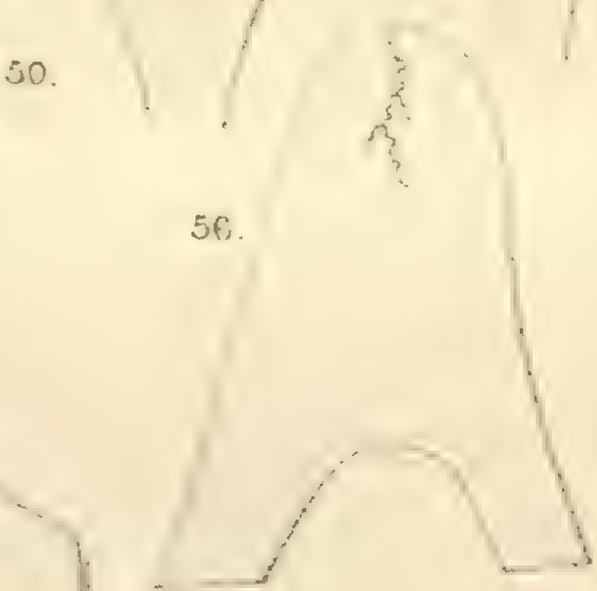

53a

54.

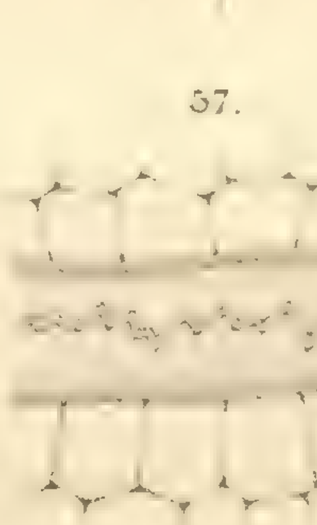

48.


49a

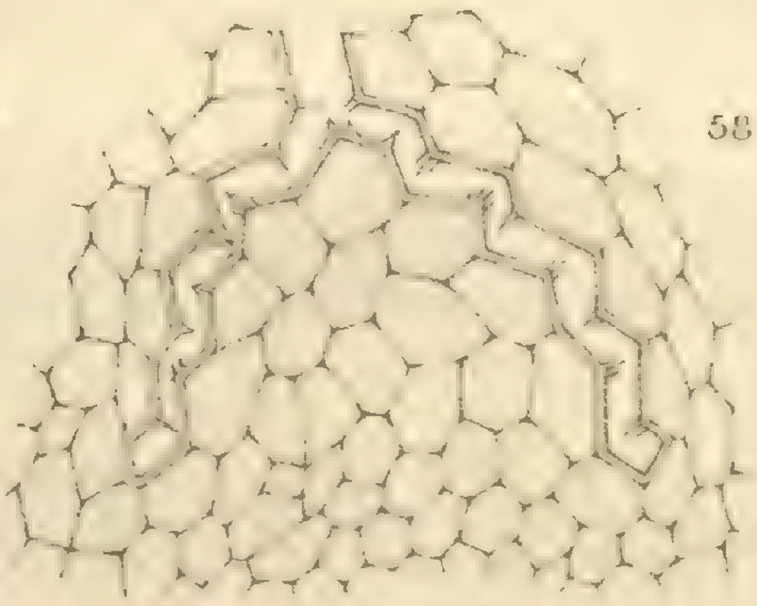
49b


50.

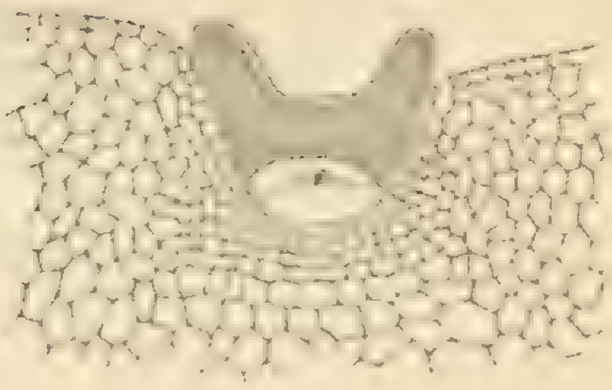
56.


57.

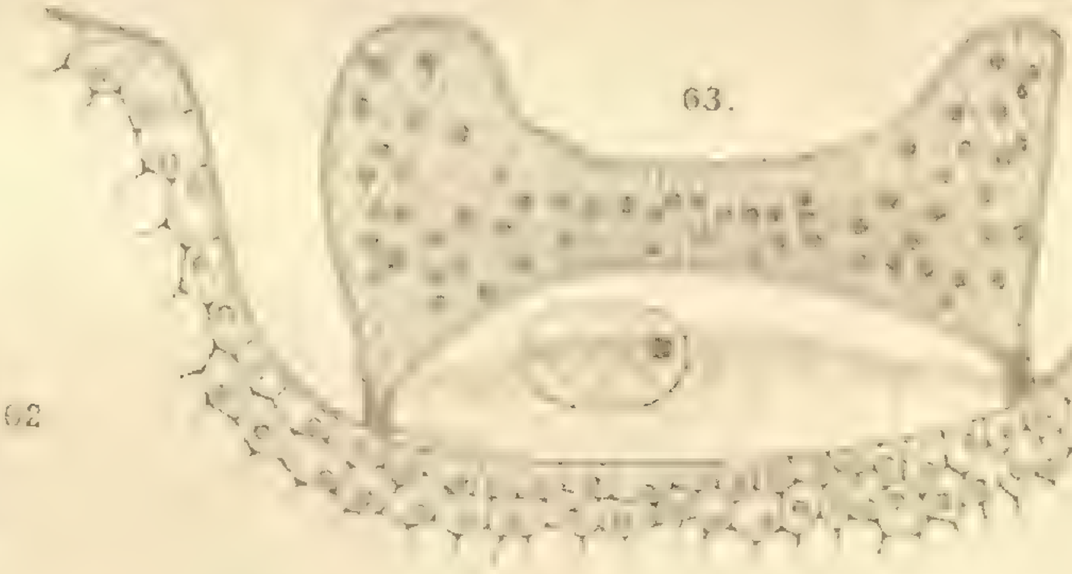
55.

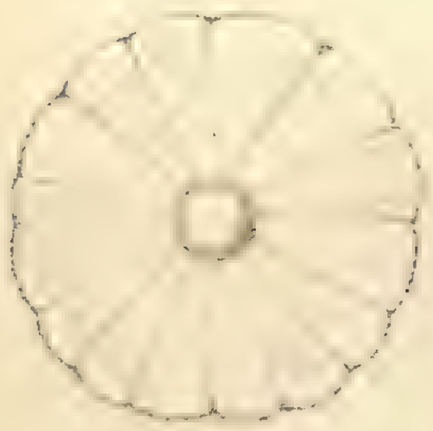

58

59.

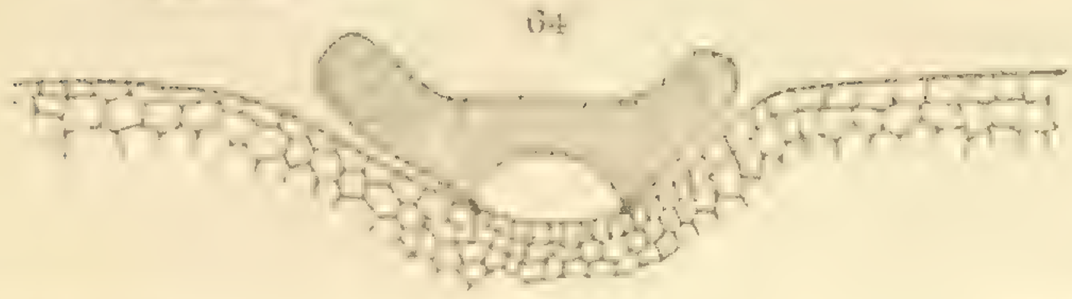

61

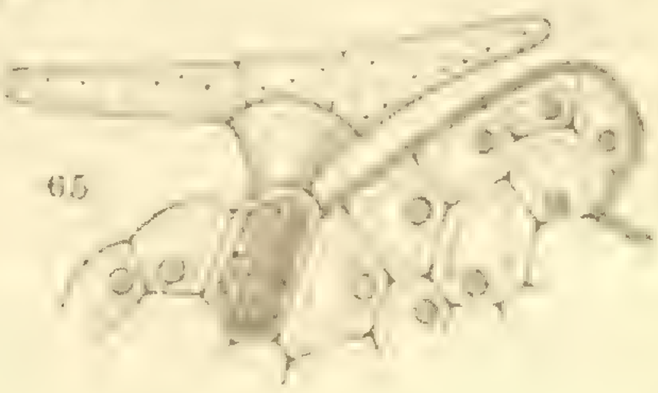
60


63.


62

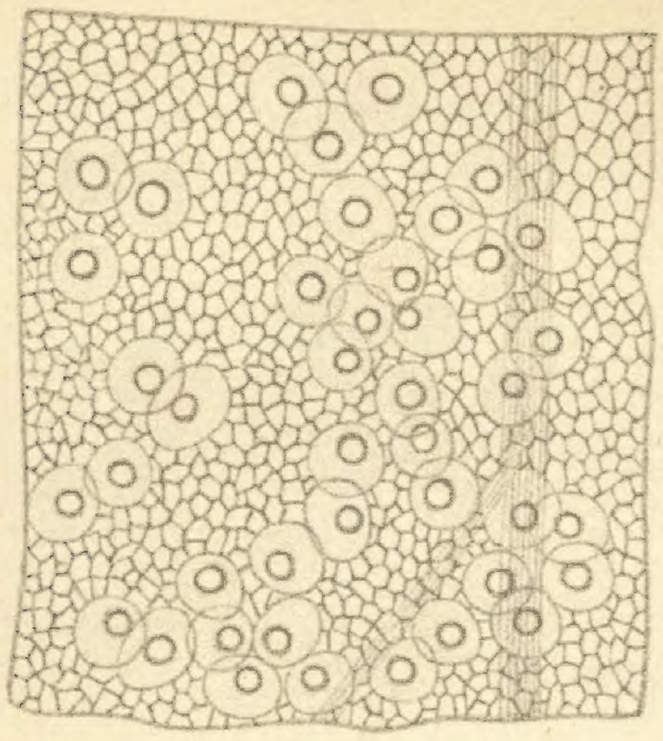
66


64

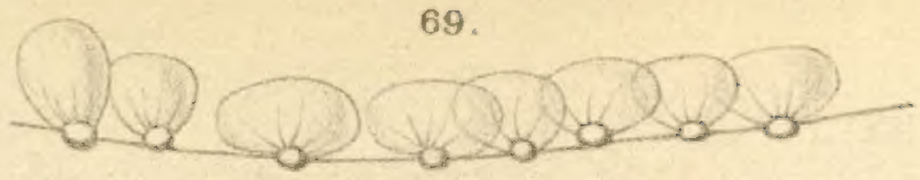

65

67

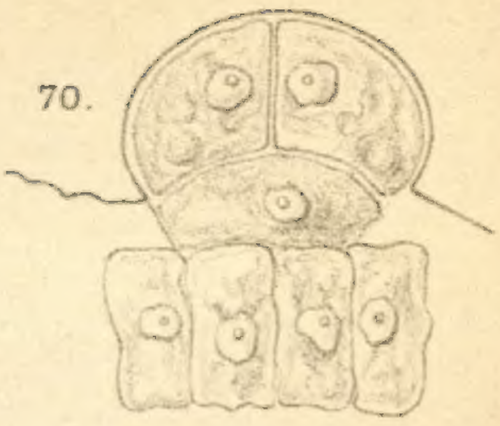
68.



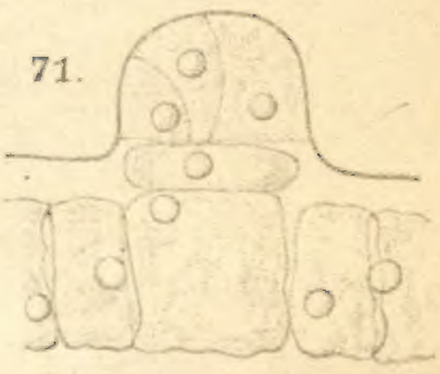
69.



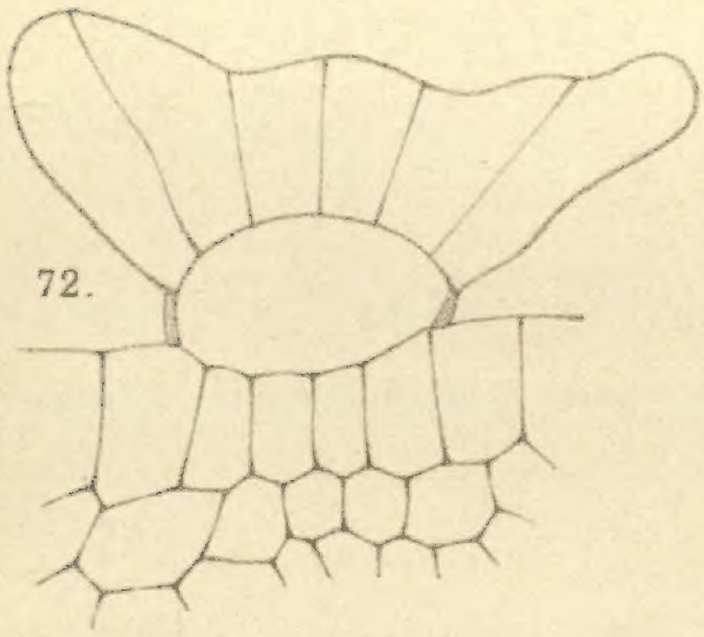
70.



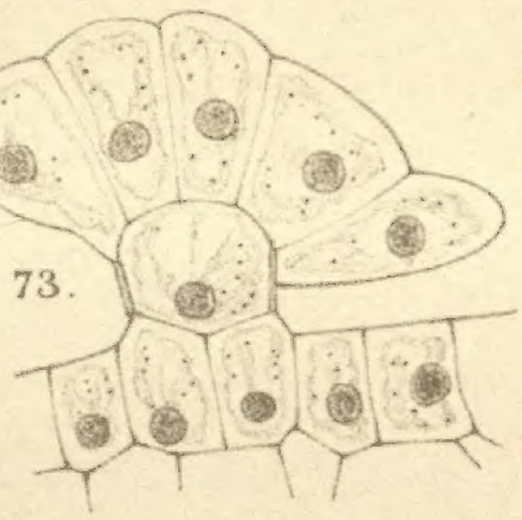
71.



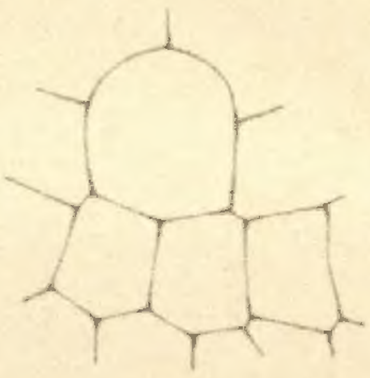
72.



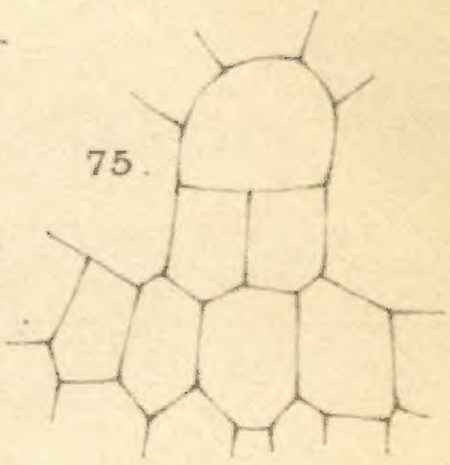
73.



74.

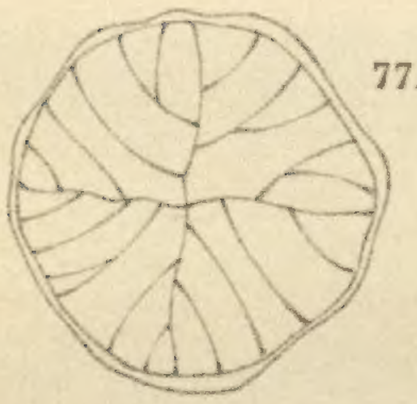


75.

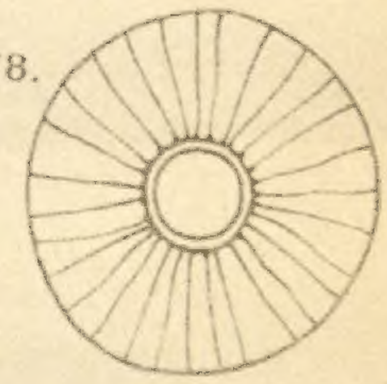


76.

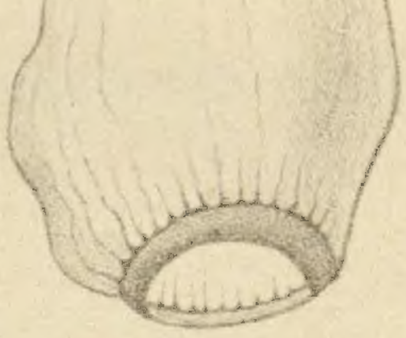
77.



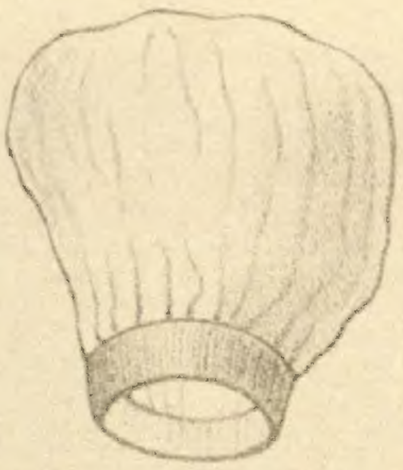
78.



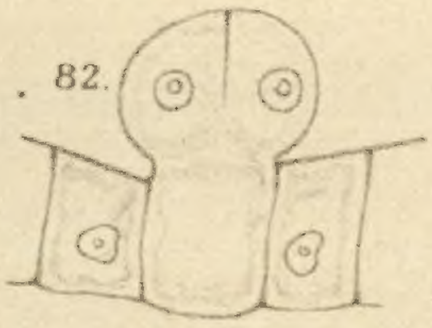
80.



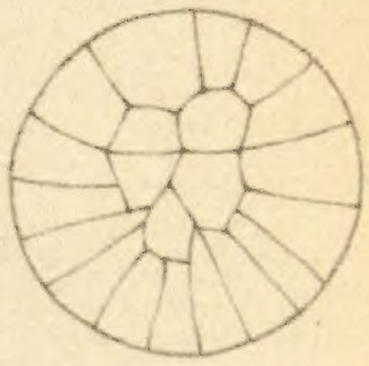
81.



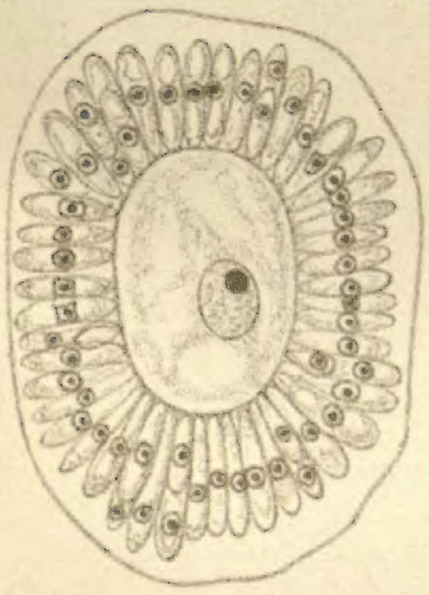
82.



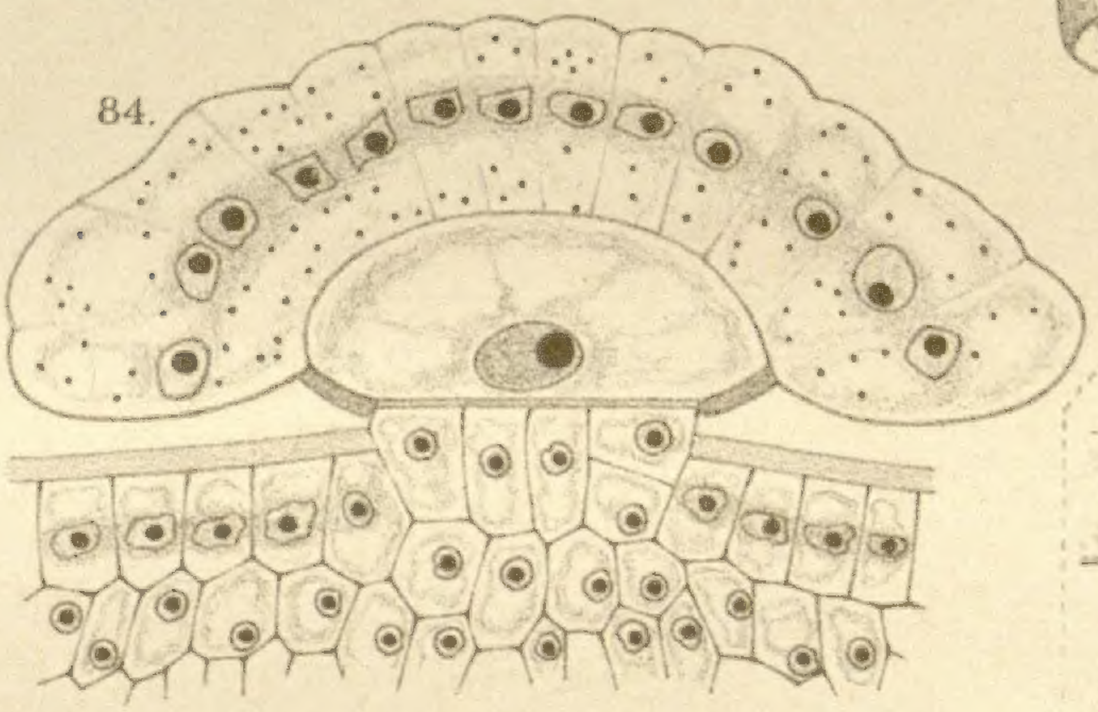
79.



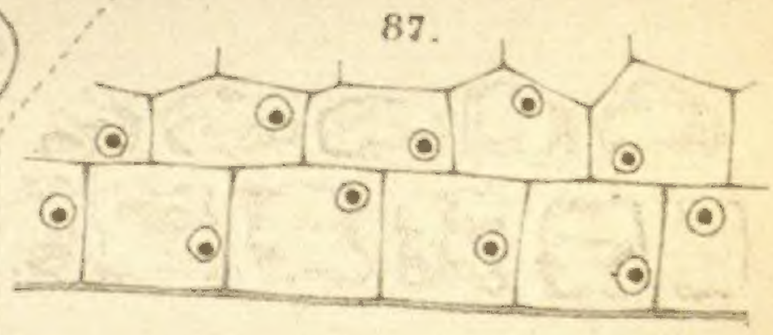
83.



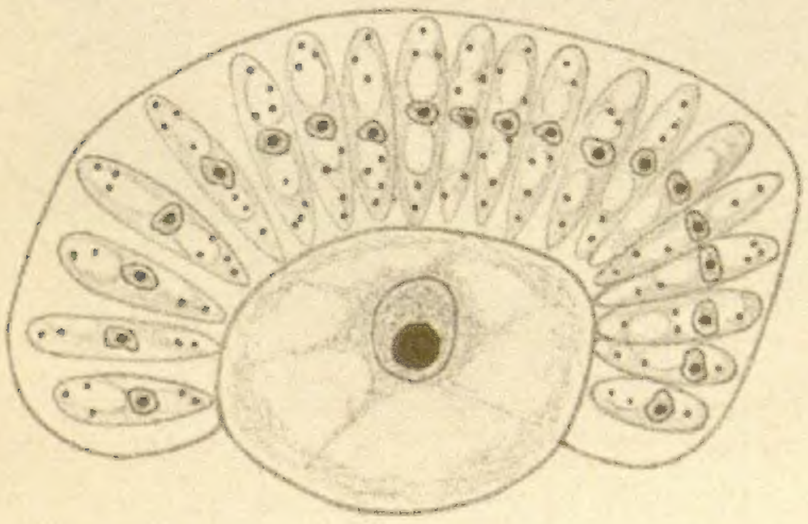
84.



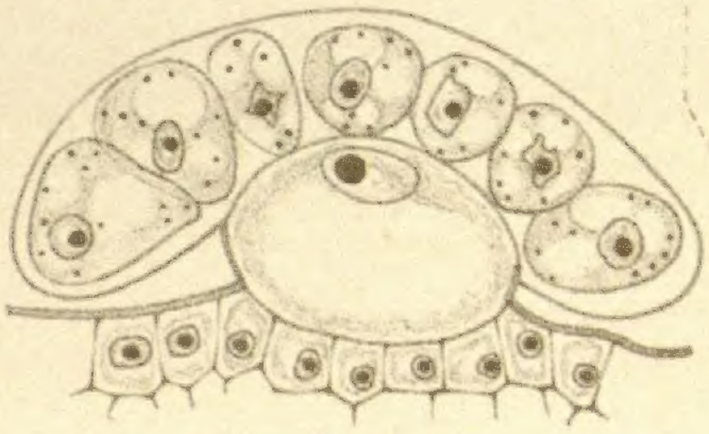
87.

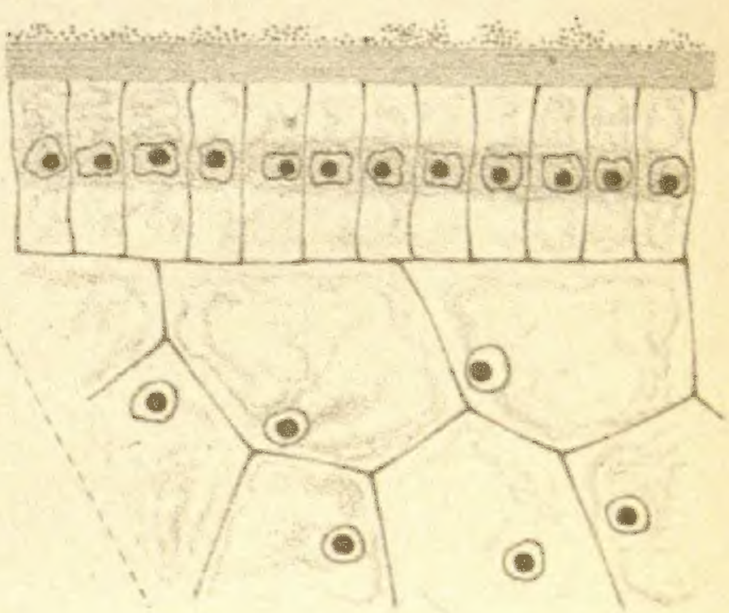


85.



86.



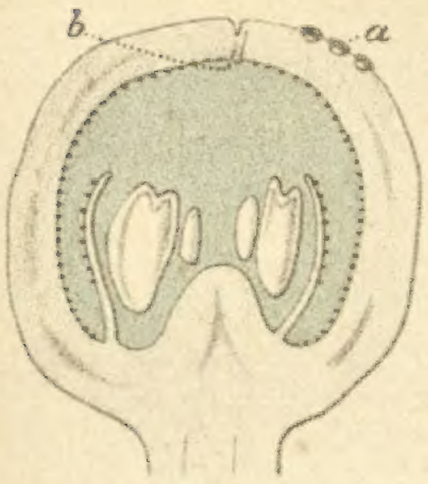


Koorders del.

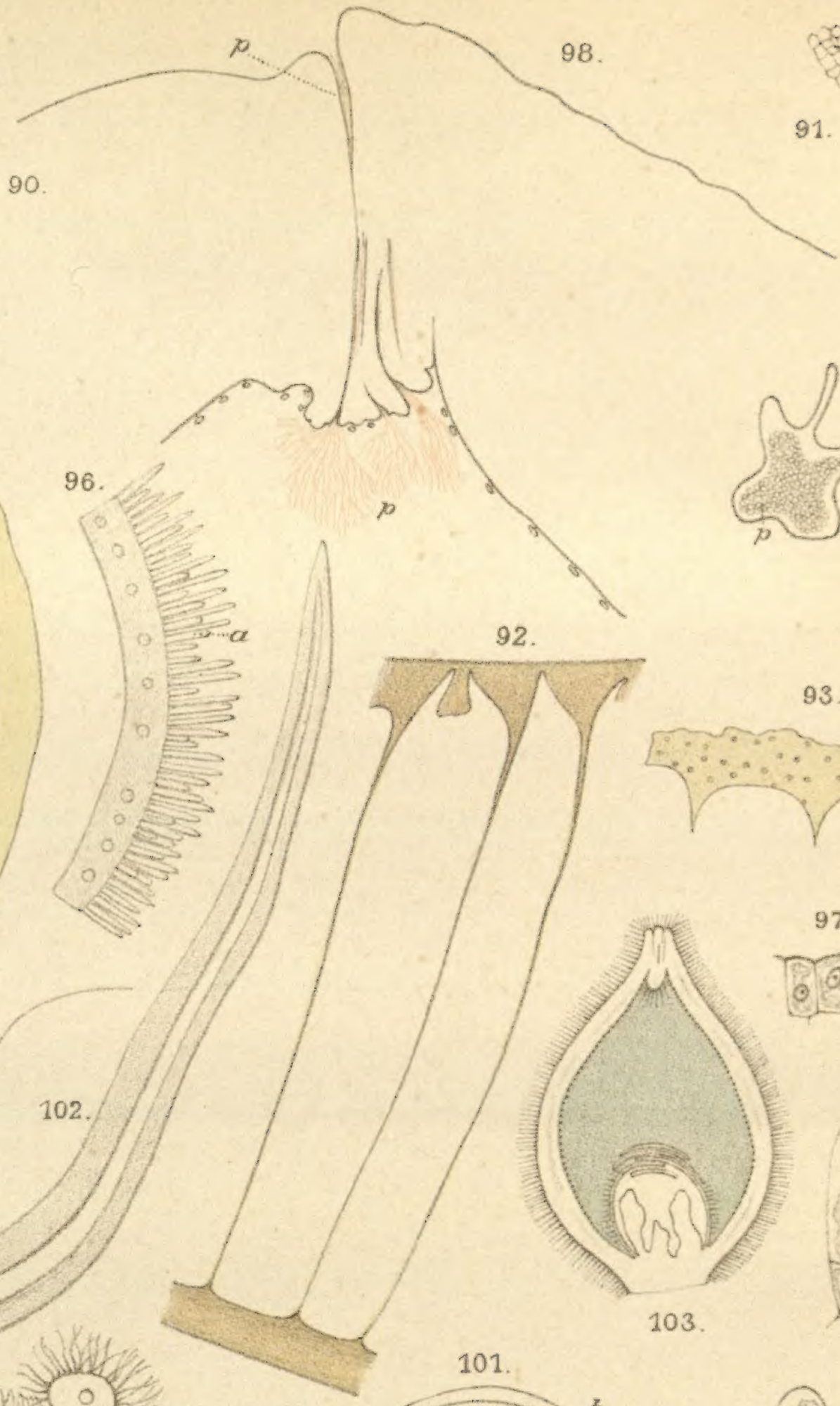
P.W.M.Trap impr.

A.J.J.Wendel lith.

88.

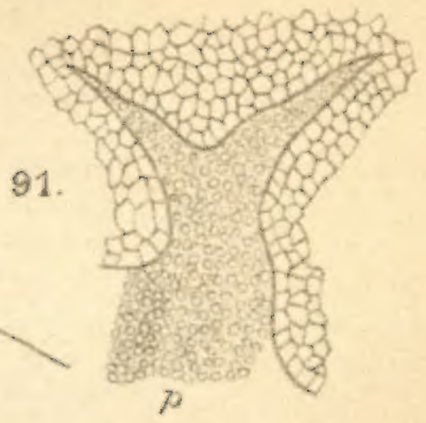


90.

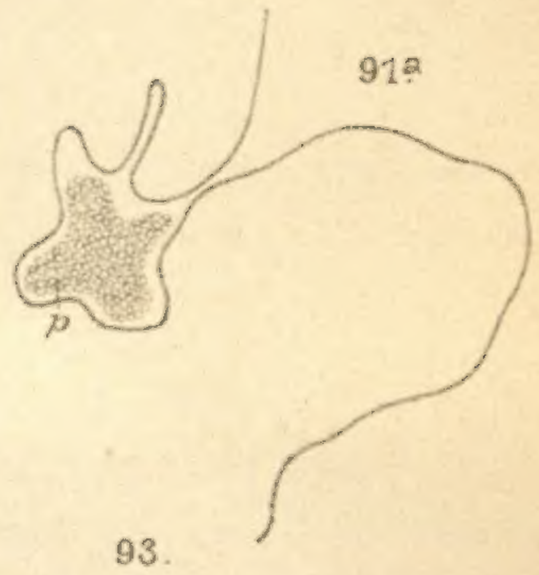


98.

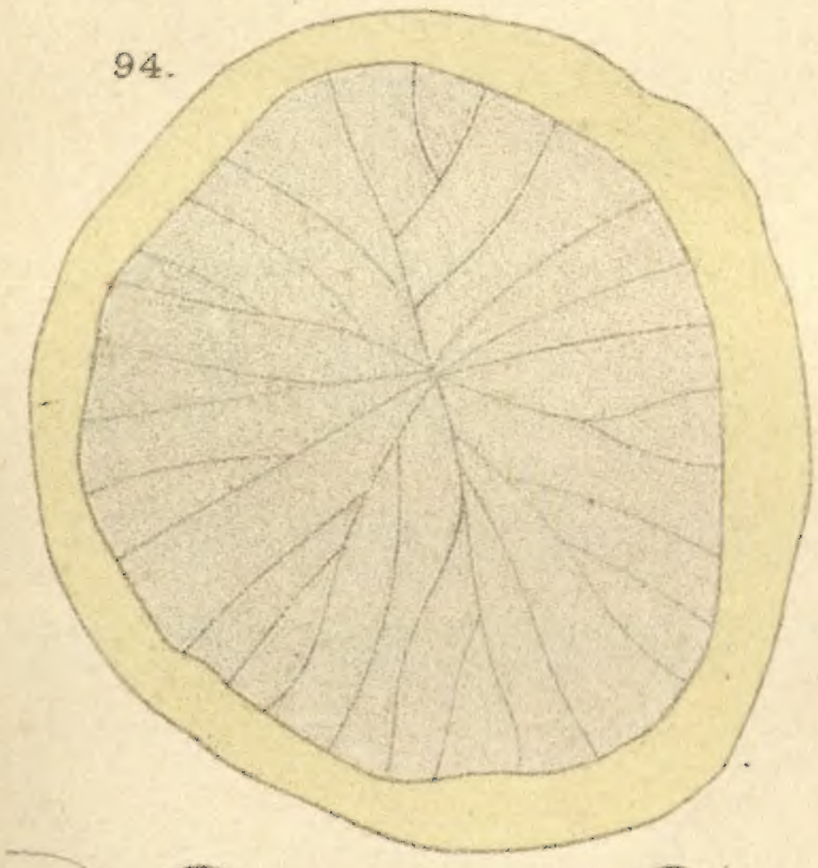
91.



91a



94.

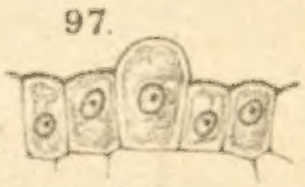


96.

92.

93.

97.

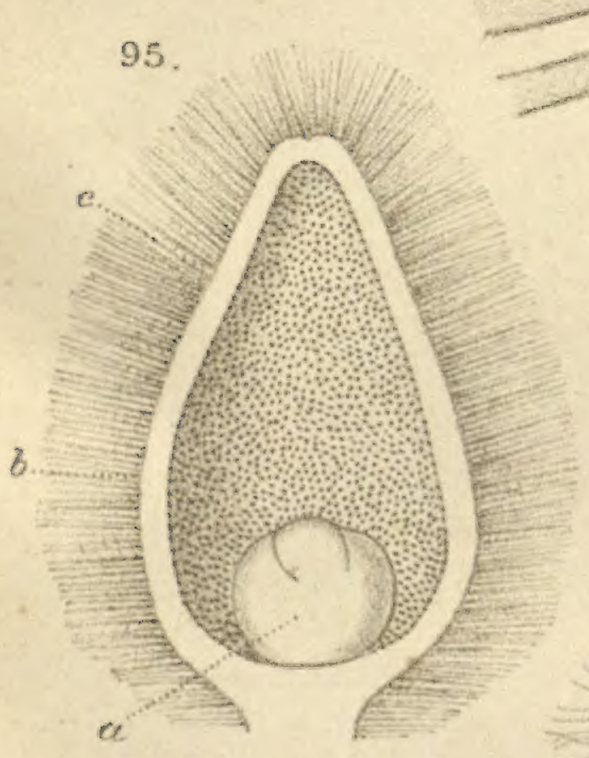


99.

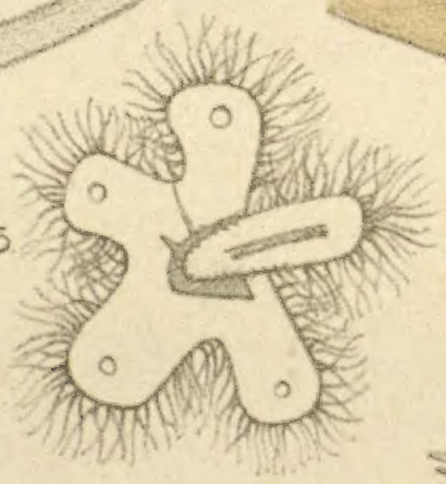
103.

94a

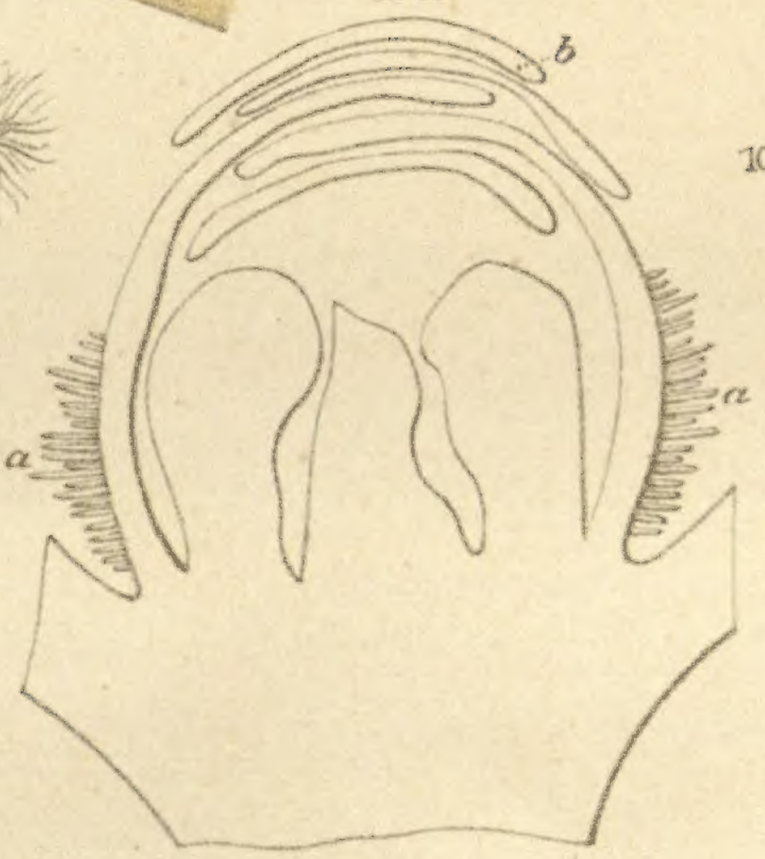
95.



105



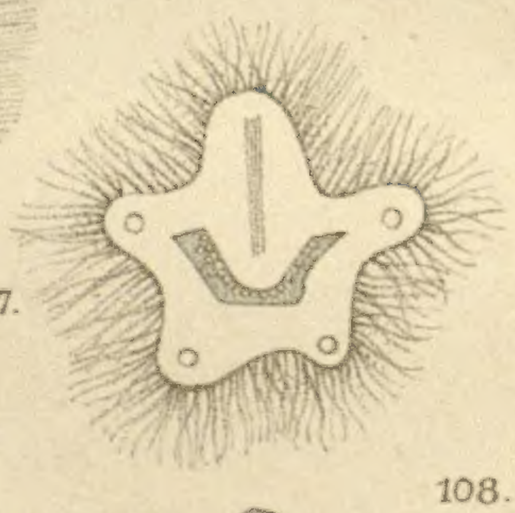
101.



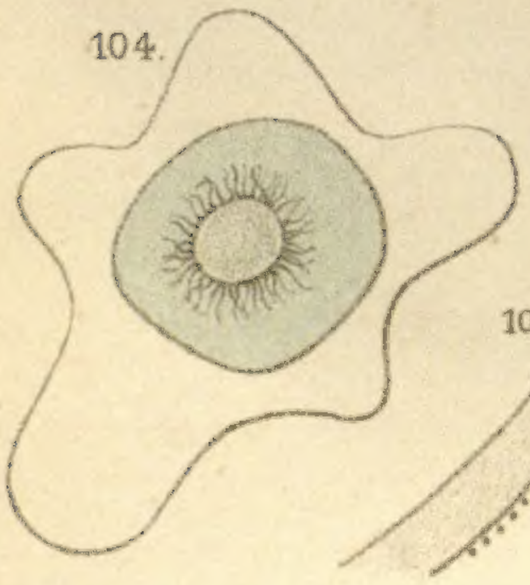
100

98.

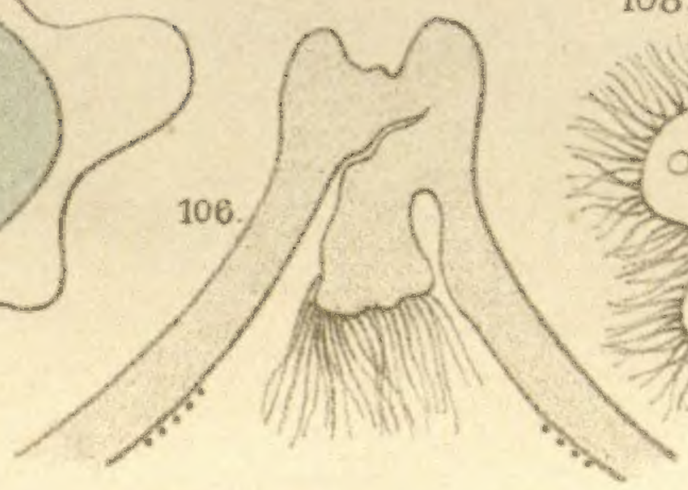
107.



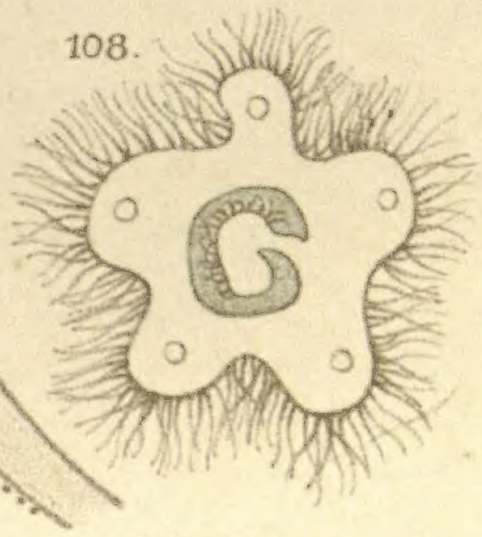
104.

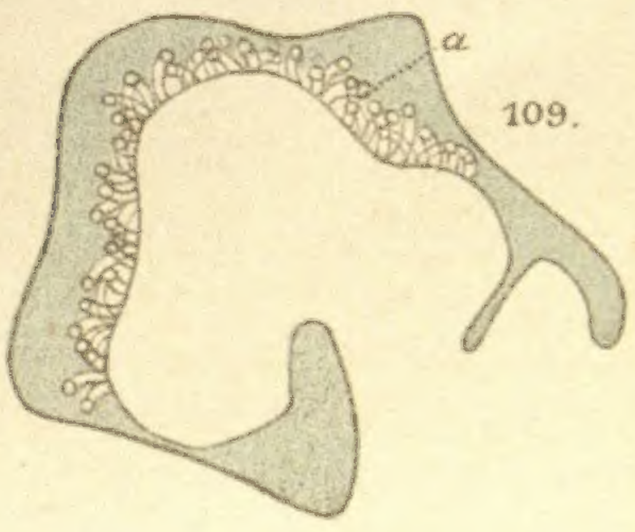


106.

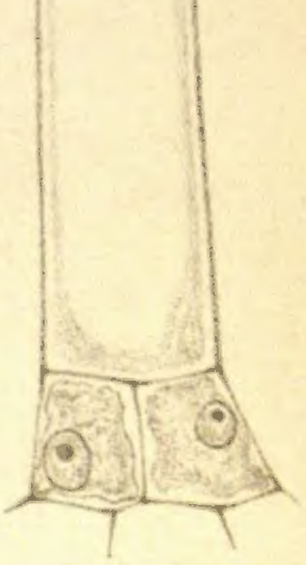


108.

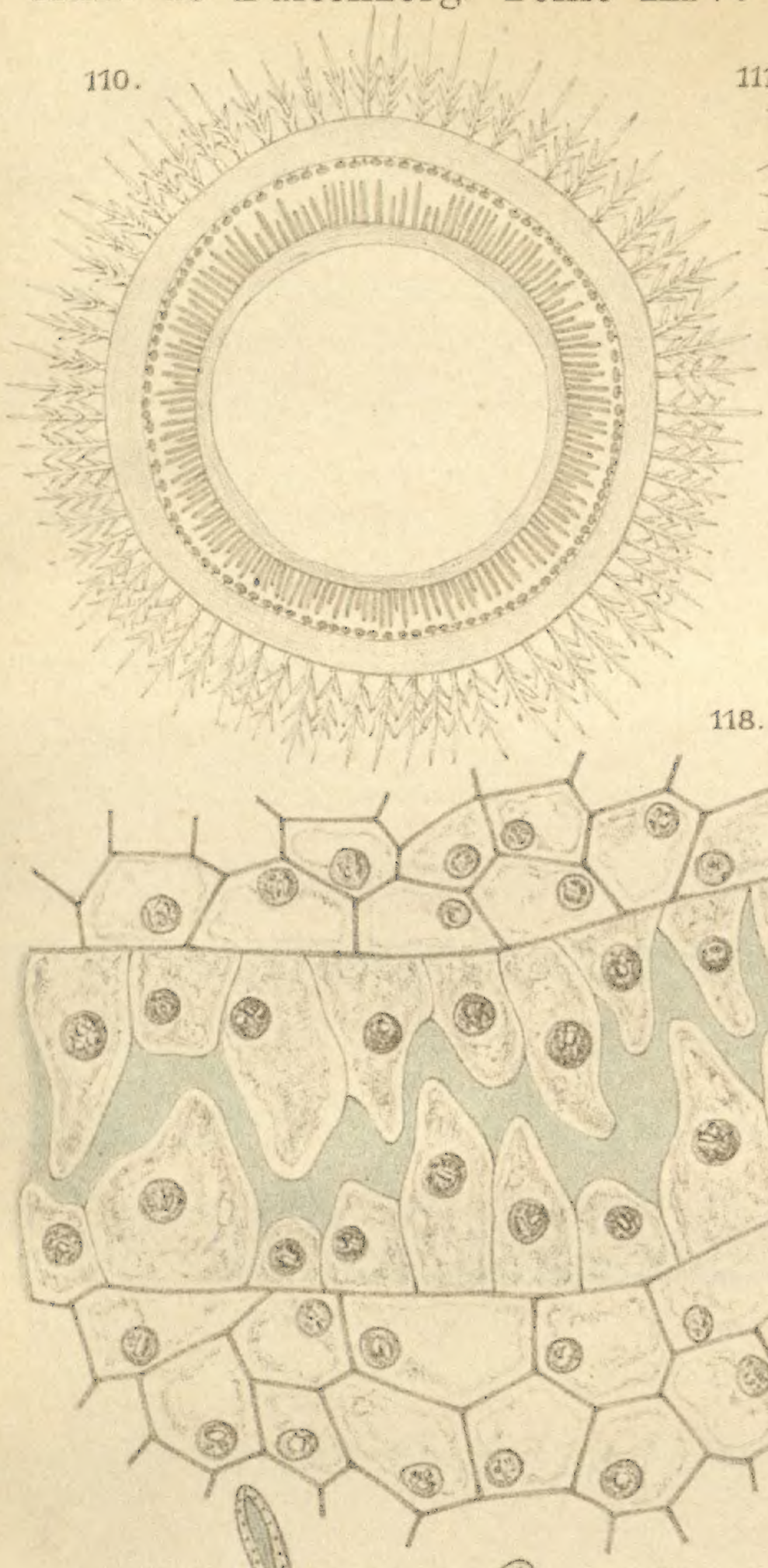




109.



110.

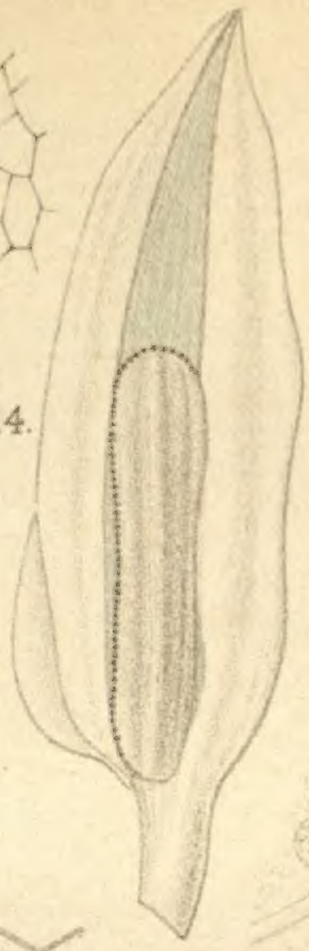


111.

112.

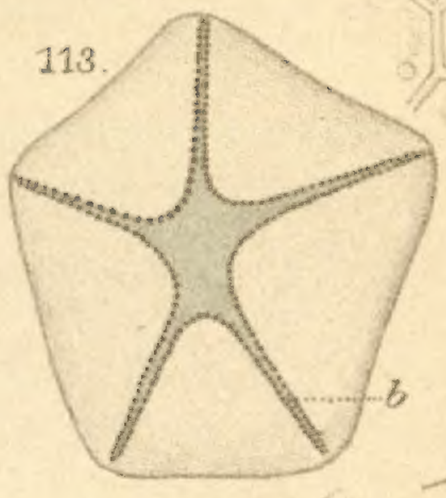
$\frac{1}{1}$.

114.



112a

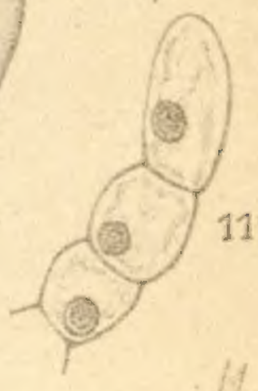
113.



b

115.

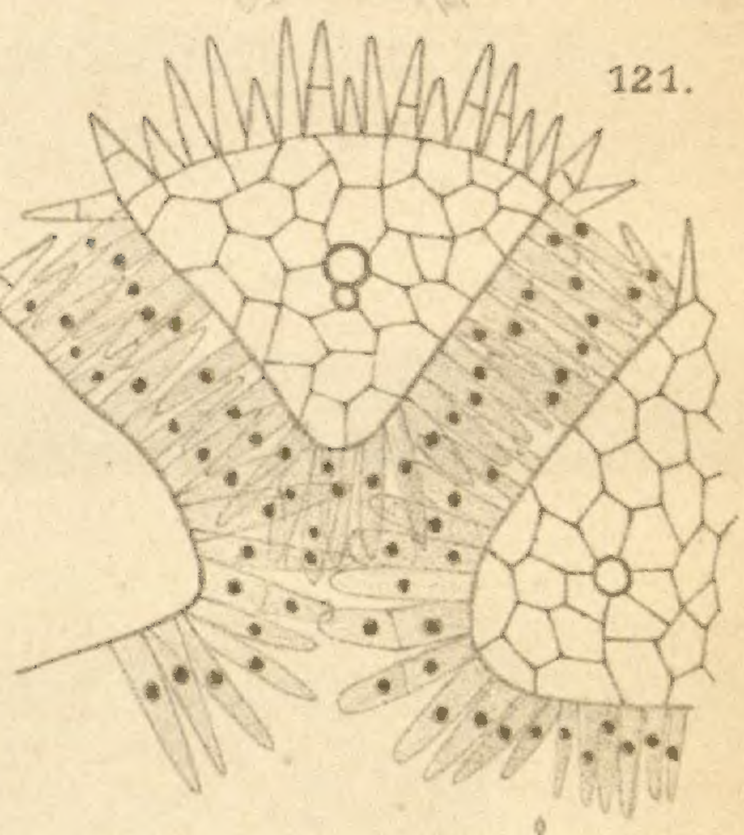
117.



116.

118.

121.

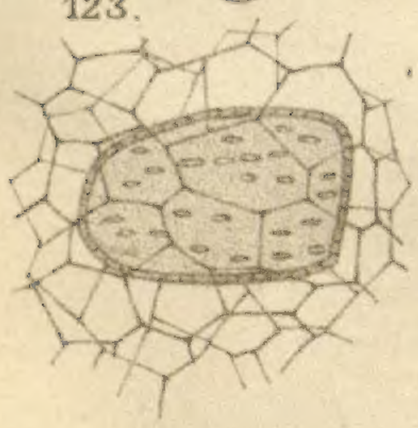


119.

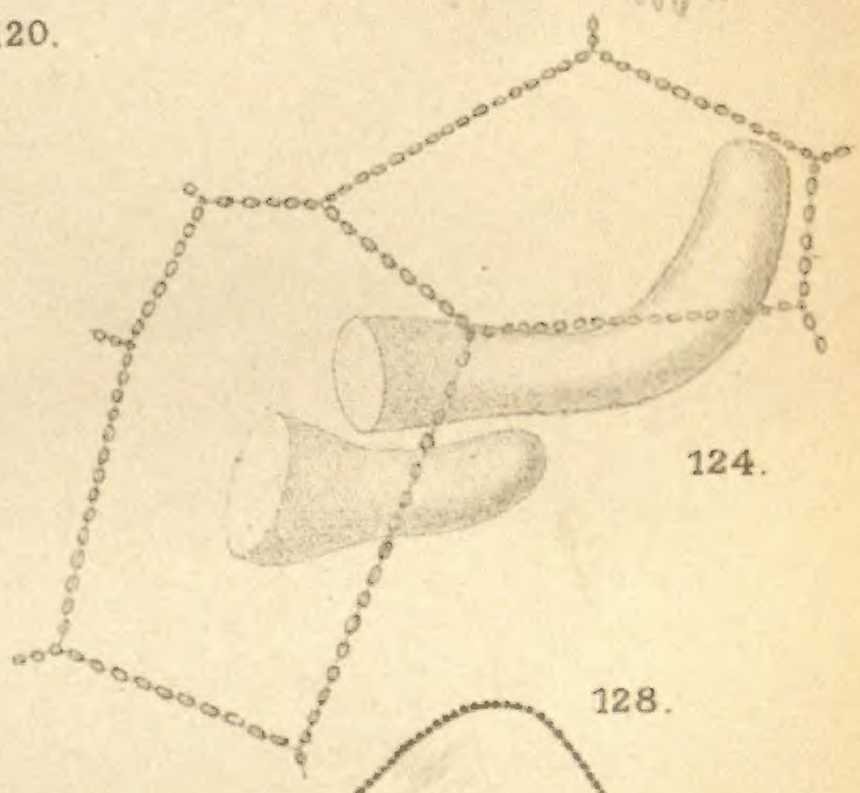
120.

122.

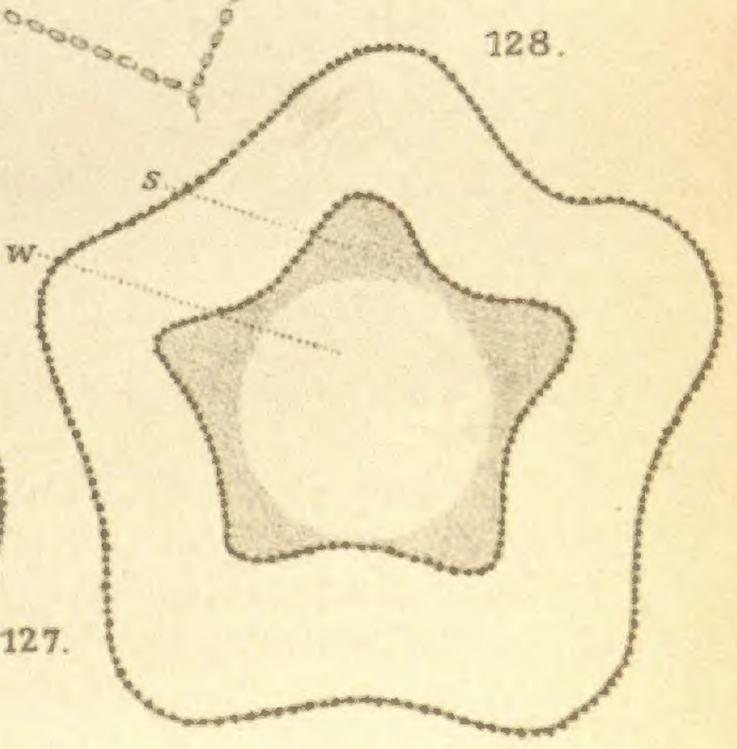
123.



124.



128.

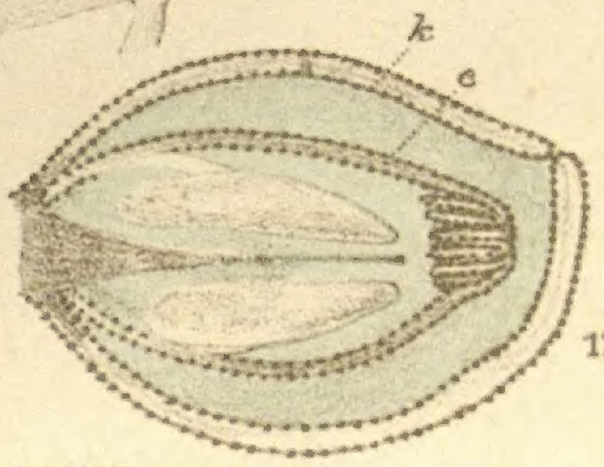


s.

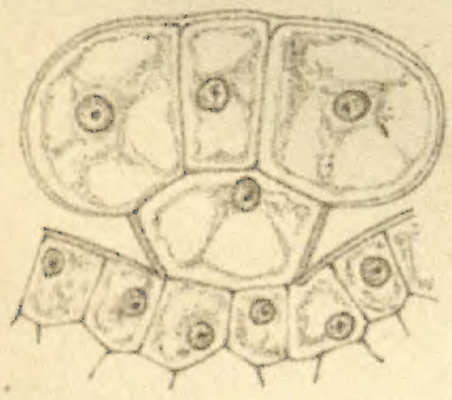
w.

k.

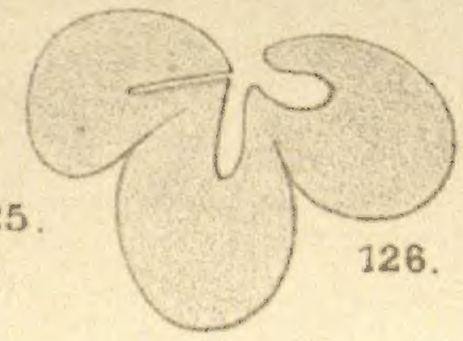
e.



125.



126.



127.

Koordersz del

P.W.M.Trap impr.

A.J.J.Wendel lith.

129.

131.

130.

132.

138. p n

135. f n c a N t

136. s

134. n

140.

137. k a c st

141.

145a

147.

139.

143.

142. 151.

145.

146. c a l

149.

148. g z

154. 153.

150.

152.

144.